geodiversitas

1999 • 21 (1)



Publications Scientifiques du Muséum, Paris

geodiversitas fait suite,
avec la même tomaison, au Bulletin du
Muséum national d'Histoire naturelle,
4e série, section C, Sciences de la Terre.

Abonnements pour l'année 1999 (prix HT)
Annual subscription rates 1999 (excluding VAT)

Abonnement général / *General subscription* : 1800 FF (274 euros)
zoosystema : 1000 FF (152,45 euros)
adansonia : 500 FF (76,22 euros)
geodiversitas : 1000 FF (152,45 euros)

geodiversitas peut être obtenu par voie d'échange.
Pour toutes informations s'adresser à :
geodiversitas *may be obtained on an exchange basis. For further information please write to :*

Service des périodiques et des échanges de la
Bibliothèque centrale du Muséum national
d'Histoire naturelle
38 rue Geoffroy Saint-Hilaire
75005 Paris
Tél. : (33) 01 40 79 36 41
Fax : (33) 01 40 79 36 56

geodiversitas

Publications Scientifiques du Muséum, Paris

Willi Hennig et l'objet paléontologique

Pascal TASSY
Laboratoire de Paléontologie, UMR 8569, Muséum national d'Histoire naturelle,
8 rue de Buffon, F-75231 Paris cedex 05 (France)
ptassy@mnhn.fr

Cet article est issu d'une communication donnée lors du Forum Willi Hennig à l'occasion des Journées Annuelles de la Société Française de Systématique à l'Université Pierre et Marie Curie (19-21 septembre 1996)

Tassy P. 1999. — Willi Hennig et l'objet paléontologique. *Geodiversitas* 21 (1) : 5-23.

RÉSUMÉ
On analyse dans cet article le point de vue de Willi Hennig sur l'apport de la paléontologie en matière de reconstruction phylogénétique, tel qu'il est exprimé principalement dans *Phylogenetic Systematics* et *Die Stammesgeschichte der Insekten* (*Insect Phylogeny*) à partir de quatre thèmes : (1) l'utilisation des fossiles à des fins de reconstruction phylogénétique ; (2) la pertinence des données paléontologiques vis-à-vis de la théorie de la systématique phylogénétique ; (3) la pertinence de la systématique phylogénétique vis-à-vis des théories sur le processus évolutif ; (4) la classification des fossiles et la systématique phylogénétique. Les liens entre la cladistique et la paléontologie ont été souvent conflictuels et le sont encore parfois, mais la lecture de l'œuvre de Hennig ne montre pas de réelle minoration de l'information paléontologique, même si l'interprétation hennigienne du critère de « précédence géologique » ne fait pas de la paléontologie la science phylogénétique par excellence. Les conflits ont été entretenus par une mauvaise compréhension, par les paléontologues, de la notion d'âge des taxons, d'une mauvaise lecture faite des critiques de pratiques répandues en paléontologie qui concernaient en fait les méthodes évolutionnistes en général et non la paléontologie en tant que telle (tournant autour de la confusion entre structure de parenté – *pattern* – et processus) et, enfin, par les développements de cladistes post-hennigiens, notamment anglo-saxons, parfois éloignés des orientations de Hennig lui-même. On souligne par ailleurs que Hennig, à propos de paléontologie, a abordé la question du lien entre l'analyse des caractères et le processus évolutif, en des termes qui anticipent les discussions sur le rôle des modèles en matière de construction de phylogénies moléculaires.

MOTS CLÉS
Hennig,
phylogénie,
paléontologie,
systématique phylogénétique,
cladistique.

ABSTRACT
Willi Hennig and the palaeontological object.
This paper analyses Willi Hennig's viewpoint on the information brought by palaeontology in connection with phylogeny reconstruction. This analysis is mainly based on two books, *Phylogenetic Systematics* and *Die Stammesgeschichte der Insekten* (*Insect Phylogeny*) where the treatment of four topics is detailed: (1) the use of fossils for phylogeny reconstruction; (2) the insight of paleontological data on the theory of phylogenetic systematics; (3) the insight of phylogenetic systematics on theories dealing with evolutionary processes; and (4) the classification of fossils in the phylogenetic system. The connection between cladistics and palaeontology has been a source of conflicts up to the recent years. But Hennig did not minimize palaeontological information, even if his definition of the criterium of "geological precedence" does not put palaeontology as the science of phylogenetics *per se*. Persistence of conflicts are due to three sources: the misunderstanding by paleontologists of the notion of age of taxa; cladistic critics of evolutionary methods which were understood as critics of palaeontology as a discipline (an aspect connected to the confusion between pattern and process); post-hennigian cladistic litterature, especially in the english-speaking circles, sometimes different from Hennig's own views. It is also emphasized that Hennig, with a palaeontological example, discussed the question of the relation between process (mode of evolution) and character analysis in terms that anticipate modern debates on the connection of evolutionary models with parsimony analysis, especially in the molecular field.

ABSTRACT
Hennig,
phylogeny,
palaeontology,
phylogenetics,
systematics,
cladistics.

Les premiers commentateurs en France de l'œuvre de Willi Hennig (et principalement de *Phylogenetic Systematics*) furent naturellement des entomologistes [voir historique de l'impact des idées hennigiennes dans Dupuis (1979)]. Toutefois, dans les années soixante-dix, années au cours desquelles la systématique phylogénétique s'imposa sous la dénomination de « cladisme », on trouve parmi les « militants » du hennigisme de nombreux paléontologues, paléontologues vertébristes à l'instar de Hoffstetter (1973). C'est là un paradoxe puisque la systématique phylogénétique fut critiquée vivement par d'autres paléontologues, souvent parmi les plus prestigieux. Une telle situation n'est pas propre à la France et se retrouve dans d'autres pays, en Grande-Bretagne et aux États-Unis notamment. Les raisons de l'émergence d'un tel paradoxe sont multiples. Pour beaucoup, et depuis fort longtemps, la phylogénétique en tant que science historique était l'affaire des paléontologues. De fait, c'est parmi les paléontologues que l'on rencontre nombre des cladistes des années soixante-dix. Pourtant la systématique phylogénétique n'est pas d'inspiration paléontologique, en ce sens qu'elle ne donne pas une place primordiale à la science des êtres fossilisés. C'est donc aussi parmi les paléontologues que figurent les critiques les plus ardents du cladisme. Il n'est pas sûr, toutefois, que dans les cercles paléontologiques on ait bien lu à l'époque *Phylogenetic Systematics*.

Le présent article n'a pas pour but d'aborder la vaste question des liens qu'entretiennent les études paléontologiques des fossiles et la reconstruction d'arbres phylogénétiques. Ce thème a d'ailleurs été abordé avec, bien sûr, des vues conflictuelles aussitôt que Haeckel popularisa la notion de phylogénie et d'arbre phylogénétique. On peut même remonter plus avant, au début du XIXe siècle, à l'aube de la science évolutionniste.

Dans sa *Philosophie zoologique*, Lamarck publia un arbre illustrant les relations de parenté entre les êtres vivants mais, en parallèle, son étude des invertébrés fossiles du bassin de Paris ne lui fournit pas matière à dessiner des arbres évolutifs bien qu'espèces fossiles et actuelles fussent classifiées dans une même systématique. Bref, depuis les origines jusqu'à l'époque contemporaine, le fossile joue un rôle ambigu, en tout cas controversé, vis-à-vis de la notion de phylogénie [même, par exemple, en se cantonnant à la sphère des idées hennigiennes : on comparera avec profit les points de vue de Schoch (1986) et de Smith (1994) d'une part, et ceux exprimés dans l'ouvrage dirigé par Schmidt-Kittler & Willmann (1989), d'autre part]. Je n'ai pas non plus failli à la règle en donnant mon point de vue de paléontologue cladiste ici et là (voir notamment Tassy 1981a, 1993, 1996 ; Goujet *et al.* 1983 ; Goujet & Tassy 1997). Néanmoins le sujet traité ici n'a pour ambition que d'inviter le lecteur à se pencher sur l'œuvre même de Hennig et tenter de préciser la conception qu'avait Hennig de l'information paléontologique et de son rapport à la systématique phylogénétique. Cet article soutient que les paléontologues auraient largement bénéficié d'une lecture clairvoyante de ce qu'a écrit Hennig : *Phylogenetic Systematics* et *Die Stammesgeschichte der Insekten* fournissaient aux paléontologues les moyens de réhabiliter – en tout cas de réévaluer – la paléontologie dans le concert des disciplines phylogénétiques, précisément au moment où la biologie moléculaire prenait son essor. Je déduis que les dénégations les plus fortes de la pertinence des données paléontologiques viennent des commentateurs et disciples de Hennig, notamment anglophones, bien plus que de Hennig lui-même. Enfin cette rapide revue des thèmes paléontologiques abordés par Hennig montre que bien des points de vue cladistiques actuels, qui réhabilitent la paléontologie, paraphrasent en partie ce que Hennig a écrit ou préconisé il y a plus de trente ans.

Les débats scientifiques se développent parfois sur fond d'agressivité entre disciplines, agressivité qui a d'autant plus de force qu'elle se nourrit de méconnaissance et de malentendus. Méconnaissance des travaux paléontologiques de Hennig qui, installé à Stuttgart en 1963, y travailla jusqu'à sa mort en se focalisant au contact de Schlee sur les insectes fossiles de l'ambre de la Baltique et du Liban – une vingtaine d'articles de 1964 à 1972 et d'autres posthumes [voir notamment Schlee (1978 : 384, 385 ; 1981 : xiv)] – sans remonter à deux articles des années trente déjà consacrés aux fossiles de l'ambre de la Baltique (Hennig 1938, 1939). Malentendu, surtout, sur ce qu'a écrit véritablement Hennig dans *Phylogenetic Systematics* (1966). Méconnaissance, à nouveau, de la partie théorique de *Die Stammesgeschichte der Insekten* (1969, traduction annotée en anglais en 1981 sous le titre *Insect Phylogeny*), où est détaillée la question de l'inclusion des fossiles dans les classifications, et de son chapitre II entièrement consacré aux fossiles ; méconnaissance pas nécessairement d'origine linguistique puisque Schmidt-Kittler & Willmann (1989 : 5) qualifient ce livre de l'un des plus importants livres de paléontologie apparu dans l'Allemagne d'après-guerre tout en soulignant qu'il a pourtant pratiquement été ignoré des paléontologues de langue allemande.

La présente discussion sur la paléontologie vue par Hennig [essentiellement à partir de *Phylogenetic Systematics* (Hennig 1966) mais pas seulement] s'articule autour de quatre points :
– l'utilisation des fossiles à des fins de reconstruction phylogénétique ;
– la pertinence des données paléontologiques vis-à-vis de la théorie de la systématique phylogénétique ;
– la pertinence de la systématique phylogénétique vis-à-vis des théories sur le processus évolutif ;
– la classification des fossiles dans la systématique phylogénétique.

L'UTILISATION DES FOSSILES

Dans cette section, je vais essayer de montrer que pour Hennig, l'étude des fossiles et des formes actuelles est identique sur le plan opérationnel.
On sait que le système hennigien repose sur l'analyse de l'holomorphe, c'est-à-dire la totalité des sémaphorontes successifs dont un individu

prend l'aspect au cours de son existence. Cette analyse est menée à travers celle de la totalité des caractères du sémaphoronte (Hennig 1966 : 7). L'étude de la totalité des caractères du sémaphoronte – l'holomorphe – est donc une façon d'approcher sa réalité génétique, c'est-à-dire sa position dans l'extension de la totalité des relations (relations ontogénétiques + relations tokogénétiques + relations phylogénétiques) dites hologénétiques (Hennig 1966 : 30). C'est pourquoi la systématique phylogénétique n'est qu'une approche d'un système idéal qui serait celui reflétant les relations phylogénétiques dans leur ensemble (Hennig 1966 : 29). Hennig, en effet, voit d'abord la phylogénie comme une histoire de l'évolution, comme le flux temporel de populations interfécondes successives (Hennig 1966 : 81). La construction d'arbres phylogénétiques n'est qu'une approche partielle, c'est un schéma d'argumentation phylogénétique fondé sur des données spécifiées et ces données, bien entendu, ne peuvent inclure la totalité des caractères. Le sémaphoronte est conçu comme une fabrique de caractères, mais les caractères qui nous sont perceptibles sont ceux dont est fait l'organisme à un moment quelconque (Hennig 1966 : 63).

L'idée du grand nombre de caractères en tant qu'approche de la « totalité » est au cœur du système hennigien : à de nombreuses reprises Hennig souligne que l'analyse phylogénétique nécessite le plus grand nombre possible de caractères (Hennig 1966 : 120, 121, 132). Or, seuls des fragments d'individus morts, plus exactement de sémaphorontes (dont on ne peut savoir s'ils appartiennent ou non à une même communauté de reproduction), sont donnés au paléontologue (Hennig 1966 : 63).
Ceux qui, pour diverses raisons, se défient de la paléontologie, ont depuis toujours avancé cet aspect fragmentaire de l'information apportée par les fossiles afin de minorer l'impact des propositions des paléontologues. Hennig n'est cependant pas de ceux-là. Certes, l'approche paléontologique est purement morphologique (Hennig 1966 : 63). Cette faiblesse intrinsèque rejette-t-elle pour autant la paléontologie hors du champ de la systématique phylogénétique ? Hennig répond par la négative car, dans la pratique, l'étude des formes actuelles n'est pas si éloignée de celle des fossiles : en néontologie l'espèce reconnue avec l'aide de critères morphologiques n'est qu'une approximation de l'espèce génétique (Hennig 1966 : 66-68). Les corrélations entre relations génétiques et caractères holomorphologiques sont toujours limitées et incomplètes (Hennig 1966 : 66, 67). Ces limites, quoi qu'on en dise, sont toujours déterminées empiriquement (Hennig 1966 : 67), c'est-à-dire par la contingence de la recherche. L'espèce néontologique, principalement fondée sur la morphologie, n'est qu'une approximation de l'espèce biologique. Par là même, espèce néontologique et espèce paléontologique ne sont pas fondamentalement différentes.
Sur le plan pragmatique, les fossiles sont donc interprétables comme le sont les formes actuelles. Le fossile n'est alors considéré avec moins de faveur que l'organisme actuel que parce qu'il fournit à l'observateur, en théorie et en pratique, une moindre quantité de caractères. Qui peut nier cela ?

LA PERTINENCE DES DONNÉES PALÉONTOLOGIQUES VIS-À-VIS DE LA THÉORIE DE LA SYSTÉMATIQUE PHYLOGÉNÉTIQUE

Une fois reconnues les limites du fossile quant à l'information holomorphologique, que peut-on tirer des données paléontologiques ? Des résultats cruciaux pour la systématique phylogénétique, selon Hennig lui-même, résultats qui sont simplement liés au fait que les fossiles offrent des données supplémentaires, toutes propres, en principe, à contrôler/réfuter les données prises sur les formes actuelles.

L'ANALYSE DES CARACTÈRES

Concernant l'analyse des caractères, les fossiles permettent de combler des lacunes qui séparent parfois les formes actuelles (Hennig 1966 : 142), de telle sorte qu'ils permettent d'élucider des problèmes concernant les relations entre groupes frères qui seraient impossibles à résoudre à partir des seules formes actuelles. Hennig donne à ce sujet deux exemples empruntés aux insectes

(Hennig 1966 : 144) et aux échinodermes (Hennig 1966 : 144, 145).
Ce faisant, Hennig choisit des cas où des hypothèses de parenté fondées sur le partage d'apomorphies chez les groupes actuels sont erronées. Dans le premier (diptères appartenant au groupe des Bibionomorpha), des fossiles du Jurassique identifiés comme faisant partie de taxons actuels démontrent que l'apomorphie prêtée aux actuels est apparue par convergence.
Dans le second (échinodermes de la superfamille des Echinoidea), une hypothèse de proche parenté entre cidaridés et autres échinoïdes actuels est réfutée par l'examen des cidaridés fossiles. Les fossiles sont utilisés pour résoudre le problème des parentés entre trois grands groupes, les Cidaridae (A), les Echinothuridae (B) et le groupe C formé par tous les autres échinoïdes (Fig. 1). Il existe bien une apomorphie (il s'agit du test rigide) partagée par les Cidaridae (A) et les autres échinoïdes (C) et absente chez les Echinothuridae (B) ; mais les cidaridés fossiles – qui n'ont pas ce trait à l'état dérivé – montrent que l'apomorphie est en fait apparue plusieurs fois par convergence. Aujourd'hui (Smith 1984), les Cidaridae ne sont effectivement pas considérés comme proches parents des autres échinoïdes, mais ce sont d'autres caractères qui sont mis à contribution : les « cidaridés » fossiles au test mou sont désormais classés en dehors des Cidaroidea, dans des taxons qui se sont différenciés avant la séparation des trois groupes envisagés par Hennig. Toutefois, sur le plan méthodologique, cela ne retire rien à la pertinence du raisonnement suivi. Bref, Hennig intègre tout à fait les fossiles dans l'analyse des caractères en montrant leur rôle qui peut parfois être décisif. Il répond donc par avance à un commentaire tardif du paléomammalogiste Thenius (1979). Ce dernier montre en effet, à l'aide de nombreux exemples, que les fossiles peuvent réfuter des hypothèses de parenté entre groupes frères fondées sur les formes actuelles, comme si la démarche cladistique était étrangère à la paléontologie. La conclusion de Thenius, selon laquelle la classification cladistique n'est valable que pour les taxons contemporains, ne tient malheureusement pas non plus compte des développements de Hennig (1969 : 34-37 ; 1981 :

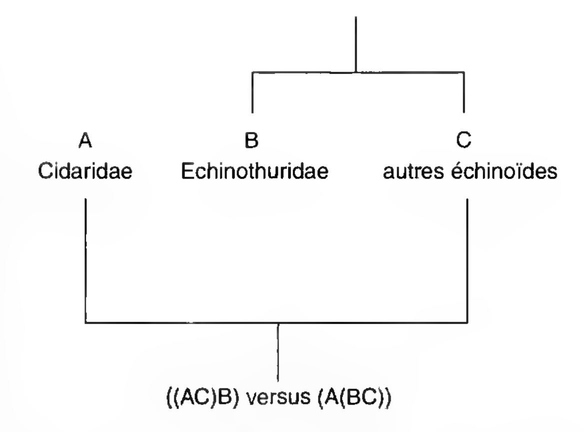


FIG. 1. — Comparaison des relations de parenté des Cidaridae (A) vis-à-vis des Echinothuridae (B) et des autres échinoïdes (C) selon la démarche suivie par Hennig (1966). Une apomorphie est partagée par les représentants actuels des Cidaridae (A) et par les autres échinoïdes (C) (relations indiquées en bas). Mais l'hypothèse de monophylie de (AC) est réfutée par le fait que cette apomorphie est absente chez les Cidaridae fossiles. Les groupes B et C sont en fait apparentés (relations indiquées en haut).

28-34) sur les notions de « *echte Stammgruppe*/*unechte Stammgruppe* » (c'est-à-dire de groupe-souche véritable/groupe-souche factice) et de « *Gruppe* » *vs* « **Gruppe* », notions qui touchent à l'aspect nomenclatural de la pratique de la classification et qui seront abordées dans la section ayant trait à la classification des fossiles.
Dès 1966, Hennig (Hennig 1966 : 190) prend exemple sur la relation entre crocodiles et oiseaux (Archosauromorpha) qui est celle de deux groupes frères, obscurcie par l'hiatus morphologique séparant les deux groupes et l'inclusion des crocodiles dans les reptiles, thème qui sera repris lors de la mémorable controverse avec Mayr à propos de la classification phylogénétique des amniotes (Mayr 1974 ; Hennig 1974). Il est tout à fait symptomatique de rappeler aujourd'hui les développements ultérieurs de la controverse. Après que Løvtrup (1977) et Gardiner (1982) aient considéré oiseaux et mammifères comme deux groupes frères – à partir des données prises sur l'actuel –, le travail de Gauthier *et al.* (1988) réfute cette hypothèse d'une manière qui répond parfaitement à la démarche hennigienne explicitée dans les pages 142 à 145 de l'ouvrage de 1966 : l'inclusion des fossiles permet précisément de confirmer la

monophylie des archosauromorphes et de démontrer que les apomorphies partagées par les oiseaux et les mammifères actuels sont des convergences.
On peut conclure que les points de vue cladistiques minorant le rôle des fossiles (voir notamment Patterson 1977, 1981) allaient bien au-delà de ce que préconisait Hennig.

L'ÂGE DES TAXONS
L'âge d'un fossile – sa position stratigraphique – n'équivaut pas à l'âge du taxon auquel il appartient (des taxons, vaudrait-il mieux écrire : par exemple, une nageoire antérieure dévonienne identifiée comme *Panderichthys* sp. est nécessairement attribuée à un taxon classifié tout aussi bien au niveau du genre que de la famille et de toutes les catégories de rang supérieur à la famille).
Selon Hennig, les fossiles permettent d'identifier l'âge des taxons dès lors qu'ils sont interprétés en termes de systématique phylogénétique, c'est-à-dire situés dans un cadre hiérarchique d'emboîtements de groupes frères, fondés sur la notion de synapomorphie (Hennig 1966 : 165). En effet, ce cadre permet de distinguer âge d'origine et âge de différenciation. Les fossiles, une fois intégrés dans un schéma comprenant les groupes actuels, permettent :
– de préciser l'âge desdits groupes ;
– d'anticiper sur l'existence de fossiles dûment localisés dans un *pattern* phylogénétique mais non découverts dans la chronologie impliquée par le *pattern* au moment de l'étude.
Hennig a défini l'âge d'origine d'un groupe monophylétique comme étant également celui de son groupe frère, c'est-à-dire l'âge de l'espèce-souche des deux groupes frères. La Figure 2 montre trois espèces X, Y et Z regroupées en deux taxons A et B. L'âge de différenciation t2 du taxon A est celui de la dichotomie qui conduit à chacun des deux groupes frères X et (YZ), c'est-à-dire l'âge de l'espèce-souche du taxon A. C'est aussi l'âge d'origine de (YZ), c'est-à-dire du taxon B. L'âge d'origine t1 du taxon A est aussi celui de son groupe frère.
Afin de rappeler la démarche hennigienne, reprenons un seul des exemples (Fig. 3) illustrés par Hennig (Hennig 1966 : 167). Trois groupes X, Y et Z possèdent respectivement les trois états a, b

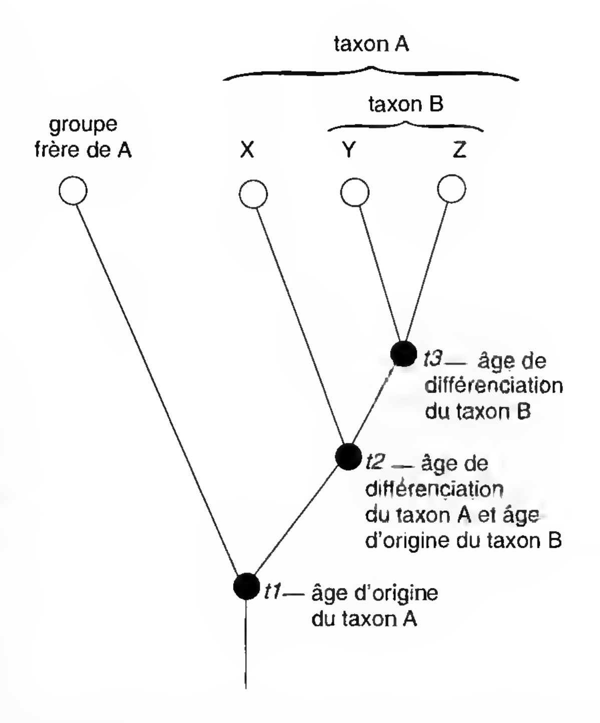


FIG. 2. — La notion d'âge d'origine et d'âge de différenciation selon Hennig.

et c d'un caractère dont le morphocline est a → b → c. La découverte à l'âge tF (*terminus post quem non* selon Hennig) d'un fossile F possédant l'apomorphie de (YZ), c'est-à-dire l'état b, montre trois choses :
– le fossile appartient au groupe (YZ) ;
– l'âge d'origine t1 de (YZ) est nécessairement plus ancien que tF ;
– par voie de conséquence, l'existence du taxon X est prouvée à l'âge tF.
En revanche, sur la seule base de la possession de l'état b, le fossile F peut être situé sur la figure selon les quatre positions 3A, 3B, 3C et 3D. En conséquence, F ne dit rien de précis sur l'âge de t2 [âge de différenciation de (YZ) et âge d'origine de Y et de Z] par rapport à tF. Seule la découverte d'un fossile possédant l'état c connu chez Z permettrait de caler t2 en démontrant que t2 est nécessairement plus ancien que l'âge de ce fossile.
L'heuristique développée par Hennig n'a de sens que si une apomorphie permet de localiser le fossile dans le cladogramme. L'âge, par lui-même, ne dit rien sur ce point. La possibilité de prévoir l'existence des taxons à telle ou telle époque est

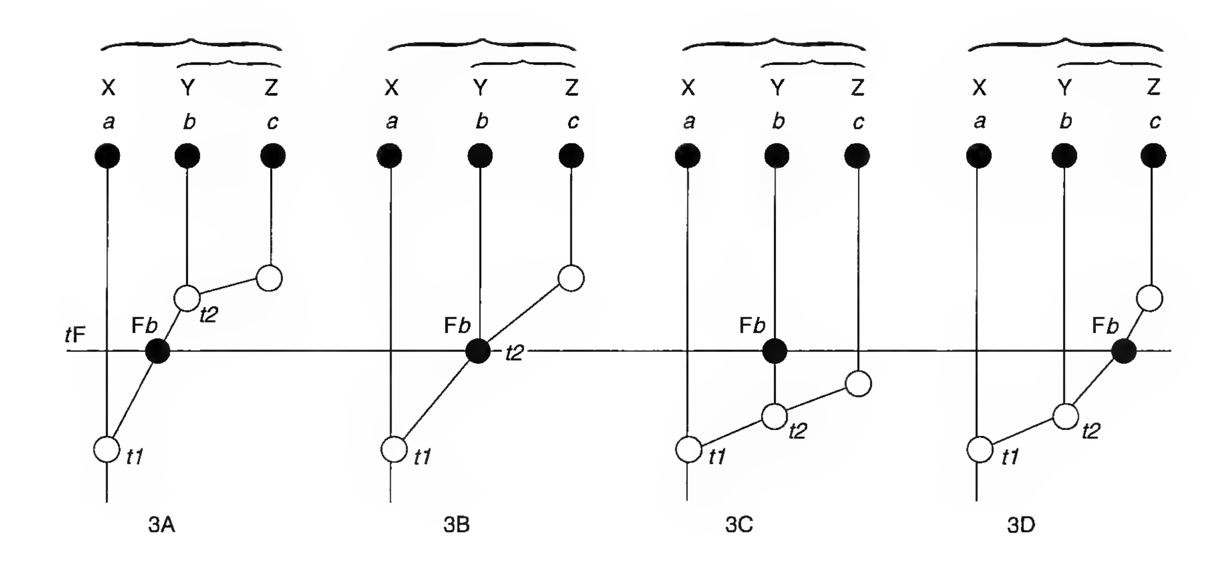


Fig. 3. — Information apportée par les fossiles sur l'âge d'origine et l'âge de différenciation des taxons actuels (modifié de Hennig 1966).

l'une des forces conceptuelles de l'approche hennigienne de la reconstruction phylogénétique. Tout en reconnaissant qu'une telle façon de voir n'est pas nouvelle, Hennig remarquait (Hennig 1966 : 168) qu'une telle anticipation n'avait jamais été très pratiquée jusqu'alors[1]. On est loin, en tout cas, de l'approche simpliste critiquée explicitement par Hennig (Hennig 1966 : 163, 164) – si répandue à l'époque en paléontologie et que l'on rencontre encore aujourd'hui – selon laquelle un fossile, parce qu'il montre un caractère connu dans un groupe : (1) appartient à ce groupe ; (2) indique l'âge d'origine du groupe s'il en est le plus ancien représentant.

Même si, pour illustrer l'impact de la paléontologie, Hennig a développé dans son ouvrage de 1966 un exemple théorique à partir de son groupe favori – les diptères – il souligne que son raisonnement éclaire aussi bien la question de l'origine des Mammalia parmi les fossiles que l'on dit « reptiles mammaliens » (Hennig 1966 : 169) que celle de la différenciation des céphalopodes, ammonoïdes inclus (Hennig 1966 : 170, figs 53, 54). Ce faisant, il en profite pour démontrer la nature ambiguë, voire fictive, de l'information chronologique transmise par les arbres phylogénétiques traditionnels où les relations entre groupes se font entre groupes ancestraux appartenant à différents grades, et de groupe ancestral paraphylétique à groupes descendants monophylétiques : entre autres difficultés, la conception de tels arbres ne permet pas d'appliquer les notions d'âge d'origine et d'âge de différenciation.

À lire la littérature paléontologique des années soixante-dix, il est patent que l'approche hennigienne n'a pas révolutionné les pratiques. Il faut attendre les années quatre-vingt-dix pour qu'émergent des recherches fondées, d'une part sur la construction d'un schéma de parenté permettant d'hypothétiser l'âge d'origine et l'âge de différenciation et, d'autre part, sur l'intégration du schéma dans la dimension stratigraphique. La corrélation entre le *pattern* phylogénétique – le cladogramme – et les archives paléontologiques – extension stratigraphique – permet de mesurer l'ampleur des « lignées fantômes » (le terme est de Norell 1992), induites par le schéma mais non

1. La démarche hennigienne a rarement été commentée de près par les paléontologues. Peut-être une coquille dans la légende de la figure 57 page 167 de Hennig 1966 [non corrigée dans la version allemande de Hennig (1982 : 162)], entraînant une certaine confusion, en est-elle responsable. En effet, à la dernière ligne de la légende, il convient de lire « *but it does prove the existence of group a* » à la place de « *but it does prove the existence of group c* ».

retrouvées dans les archives géologiques. Cette mesure se concrétise sous la forme d'indices de corrélation entre le cladogramme et les archives stratigraphiques (par exemple Norell & Novacek 1992 ; Fisher 1992 ; Benton & Storrs 1994 ; Huelsenbeck 1994 ; Salles 1995 ; Wagner 1995 ; Sidall 1996 ; Benton & Hitchin 1996 ; Hitchin & Benton 1997). J'y vois un effet tardif de l'approche hennigienne traitant de l'âge des taxons ainsi que de la notion de polarité des caractères, sujet qui fait l'objet du paragraphe suivant.

La polarité des caractères

L'assimilation ancien = primitif et récent = évolué est au cœur de la paléontologie évolutionniste à tel point que les théoriciens de l'école (par exemple Mayr 1986 : 151) voient dans la paléontologie la source prééminente de la recherche de la polarité. On le sait, ce point de vue, l'un des plus débattus, a été rejeté par les auteurs cladistes se réclamant de Hennig.

Hennig reconnaît, comme on vient de le voir, l'intérêt des fossiles dès lors qu'ils sont intégrés dans le système phylogénétique, mais il va plus loin et affirme (Hennig 1966 : 165) que les organes qui se fossilisent le mieux devraient être plus étudiés par les néontologistes qu'ils ne le sont généralement, même s'ils ne jouent pas un grand rôle pour la définition phylogénétique des groupes actuels. Dans ce cas, les fossiles pourraient alors être mieux intégrés et les relations de parenté en général seraient mieux connues : il s'agit bien, avant la lettre, d'une bonne définition de la *total evidence* au sens de Gauthier *et al.* (1988). Selon ces derniers auteurs, en effet, l'inclusion des taxons fossiles est partie prenante de la notion de *total evidence* : plus grand est le nombre de caractères et de taxons analysés simultanément à partir d'une même matrice, meilleures sont les chances d'obtenir un arbre qui s'approche de la réalité. Ce qui ne veut pas dire que les organes qui se fossilisent le plus facilement (comme les ailes des diptères ou les dents de mammifères) doivent nécessairement résoudre les problèmes de parenté (Hennig 1969 : 32 ; 1981 : 27).

Intégrer formes fossiles et actuelles dans une même analyse et étudier avec attention les caractères fossilisés ne donne pas pour autant au fossile un rôle prééminent dans l'établissement d'hypothèses de polarité des transformations des caractères, c'est-à-dire de mise en évidence des apomorphies. S'il est un point où Hennig ne se fait guère d'illusions sur la force de la paléontologie, c'est dans sa capacité à restituer la phylogénie sans autre analyse que celle de la prise en compte de la datation de la strate dans laquelle est découvert le fossile.

Selon Hennig (Hennig 1966 : 140), le processus phylogénétique n'est pas donné en tant que tel au paléontologue. La méthode paléontologique ne permet pas de déterminer directement les relations de parenté ; elle ne fournit des résultats qu'en coopération avec les autres méthodes de systématique phylogénétique (Hennig 1966 : 142). Par méthode paléontologique, il faut comprendre ici l'approche intuitive selon laquelle la ressemblance et la position chronologique des fossiles s'éclairent mutuellement de telle sorte que l'évolution se lirait quasiment dans les pierres, selon une formule maintes fois reprises par les cladistes afin de la démentir : un tel point de vue tiendrait de la « superstition » (Nelson & Platnick 1981 : 333) ou tomberait dans « le piège du bon sens » (Dupuis 1986 : 233). On le sait, seule une analyse permettant de partitionner la ressemblance en apomorphie, plésiomorphie, homoplasie aboutit à l'énoncé d'une hypothèse de parenté phylogénétique. Or, sur ce point, l'information stratigraphique n'est pas cruciale.

Néanmoins, il convient de reconnaître que Hennig est plutôt optimiste sur l'information paléontologique. Ce sont plutôt les commentateurs cladistes ultérieurs, y compris paléontologues [voir notamment l'article de Schaeffer *et al.* (1972) qui eut un grand retentissement], qui ont insisté sur la faiblesse intrinsèque de l'approche stratigraphique. Dans Hennig 1966, le critère de la « précédence géologique » est le premier cité des critères de polarisation des caractères, ce que Hennig appelle la « phylogénie de caractère » – *Merksmalsphylogenie* – à la suite de Zimmermann (1937). On ne peut toutefois y trouver l'énoncé de la primauté de l'information paléontologique. En effet, Hennig écrit (Hennig 1966 : 95) : « *If in a monophyletic group a particular character condition occurs only in older fossils,*

and another only in younger fossils, then obviously the former is the plesiomorphous and the latter is the apomorphous condition of a morphocline [si dans un groupe monophylétique l'état d'un caractère est présent seulement chez les plus anciens fossiles tandis que l'autre état est présent chez les plus récents, le premier est alors l'état plésiomorphe du morphocline et le second l'état apomorphe] ». Cette définition a été plus d'une fois commentée ; elle est notamment reprise par De Jong (1980) de telle sorte que Forey (1992 : 135) attribue à De Jong ce qui est à Hennig, dans une revue par ailleurs tout à fait informée ! Tout, évidemment, est dans la restriction de départ, c'est-à-dire dans la reconnaissance préliminaire (hors paléontologie donc) de la nature monophylétique dudit groupe. Or, ce dont il s'agit est bien de découvrir la nature monophylétique ou non d'un groupe d'organismes donné. La citation de Hennig est donc, malgré les apparences, différente du point de vue de Simpson (1975 :14, « *for any group with even a fair fossil record there is seldom any doubt that characters usual or shared by older members are almost always more primitive than those of later members* »), cité *in extenso* par Mayr (1986 : 152) sur le même sujet : « Pour tout groupe dont l'enregistrement fossile est convenable, il y a rarement doute sur le fait que les caractères partagés par les plus anciens membres sont presque toujours plus primitifs que ceux des membres les plus récents ». On a là tout ce qui sépare l'approche analytique de l'approche narrative, l'analyse de *pattern* et celle de processus : le préalable est, dans un cas, l'hypothèse de monophylie et, dans l'autre, des archives fossiles jugées convenables, « *fair* ». Personne ne s'y est trompé, au demeurant, et ce qui est resté du point de vue de Hennig sur la paléontologie est bien que « le processus phylogénétique n'est pas donné en tant que tel au paléontologue » (Hennig 1966 : 140, « *The phylogenetic process as such is not supplied to the paleontologist* »).

L'assimilation ancien = primitif et récent = évolué n'est donc pas véritablement au centre de la théorie hennigienne, mais elle y est admise dans le cas de groupes monophylétiques. Or, on sait que la restriction hennigienne impliquant la nature monophylétique du groupe étudié est en elle-même insuffisante. Le critère ne s'applique en toute rigueur qu'à une lignée qui se transforme sans production de diversité – une séquence ancêtre-descendant (Paul 1982) –, sans différenciation taxinomique, selon un processus de gradualisme phylétique (voir par exemple Tassy 1991 : 171 ; 1993 : 68 ; Darlu & Tassy 1993 : 57). Le préalable d'unicité de la lignée en question – lignée phylétique – est strictement fondé sur la confiance dans l'exhaustivité des archives fossiles, c'est-à-dire sur une opinion non quantifiable (malgré les estimations sur les taux de sédimentation, Levinton 1988 : 335-338). En outre, Janvier (1986 : 115) a remarqué, dans une perspective hypothético-déductive, un point rarement discuté : dans la pratique, les lignées phylétiques sont rarement réfutées même lorsque les données découvertes ultérieurement à la construction permettent de le faire, preuve de la structure intuitive de la lignée.

Tout cela limite considérablement l'application du critère et fait de la précédence géologique un critère auxiliaire de polarisation des caractères et non primordial.

Telle est la source du divorce entre Hennig et la mouvance cladistique d'une part, et certains paléontologues d'autre part, principalement paléontologues stratigraphes.

Je fais partie de ces paléontologues qui ont partagé le point de vue de Hennig et des cladistes post-hennigiens. Il convient de ne pas se tromper de cible. La systématique phylogénétique n'est pas inféodée à une discipline particulière, elle n'est pas de l'entomologie ni de la paléontologie. La systématique phylogénétique est une approche globale ; c'est, en réalité, la science de la systématique dans toute son ampleur. Les critiques qu'a pu faire Hennig à propos de tel ou tel exemple paléontologique ne s'adressaient pas à la paléontologie en tant que telle mais à une systématique non phylogénétique, pratiquée par des paléontologues. Aussi Hennig cite-t-il des exemples de systématique non phylogénétique pratiquée par des néontologues : en a-t-on jamais déduit que Hennig battait en brèche la néonto-logie ? Non, comme l'a répété Nelson (1994), le cladisme n'est rien d'autre qu'une réforme de la systématique, c'est-à-dire une réforme d'une certaine façon de pratiquer la systématique. Il était donc

abusif de laisser croire que la paléontologie ne pouvait pas séduire les phylogénéticiens, sous prétexte que l'évolution ne se lit pas dans les pierres ainsi que Nelson & Platnick (1981) l'ont dit et répété. Aussi la minoration du rôle de la paléontologie par des cladistes utilisant les fossiles (par exemple Schaeffer *et al.* 1972 ; Patterson 1977, 1981 ; Forey 1982 ; Janvier 1984) a-t-elle souvent été prise par erreur comme une minoration de la pertinence intrinsèque de la discipline alors qu'il s'agissait d'une minoration des concepts évolutionnistes non phylogénétiques qui, bien entendu, influençaient la recherche paléontologique. Par exemple, en défendant la pratique d'une paléontologie cladistique (Tassy 1981a), je fus interprété par Halstead (1981) comme un partisan de la cladistique qui rejetait la paléontologie.

En conclusion, la place laissée par Hennig au critère de « précédence géologique » n'est pas nulle. Mais ses limites d'application, supérieures encore à ce qu'imaginait Hennig, en font un critère accessoire lié au cas particulier des lignées phylétiques, aspect marginal de la reconstruction phylogénétique. On reviendra néanmoins sur cette marginalité dans le paragraphe suivant.

LA PERTINENCE DE LA SYSTÉMATIQUE PHYLOGÉNÉTIQUE VIS-À-VIS DES THÉORIES SUR LE PROCESSUS ÉVOLUTIF

Phylogenetic Systematics est un ouvrage où sont clairement opposés, dès les premières pages, le système idéal (reflétant les relations hologénétiques dans leur totalité) et le système phylogénétique préconisé par Hennig, en tant que corpus méthodologique (Hennig 1966 : 29). Toutes les propositions de la systématique phylogénétique sont des hypothèses scientifiques et, en tant que telle, la « systématique phylogénétique [...] est soumise aux procédés de contrôle, correction et nouveau contrôle » (Hennig 1966 : 122, « *checking, correcting, and rechecking* »), une phrase de Hennig parmi les plus citées. Hennig n'aborde pas explicitement la question du dualisme entre structure de parenté (*pattern*) et processus. Celui-ci deviendra l'un des grands thèmes de la cladistique, notamment après l'ouvrage de Eldredge & Cracraft (1980). Pourtant, ce point est au cœur de *Phylogenetic Systematics* dans la mesure où Hennig sépare clairement (Hennig 1966 : 59, 60, 89-91), d'une part, la reconstruction d'arbres vus comme représentations du processus évolutif et, d'autre part, celle d'arbres vus comme schémas d'argumentation phylogénétique, c'est-à-dire de distribution des apomorphies. C'est peut-être d'ailleurs ce qui distingue fondamentalement *Phylogenetic Systematics* d'un des livres phares de la systématique des années soixante si prisé des paléontologues, *Principles of Animal Taxonomy* de Simpson (1961), où la source d'information phylogénétique (*pattern*) est principalement tirée d'un savoir préexistant sur la phylogénie (*process*), savoir fourni en grande partie par la paléontologie, comme on l'a vu plus haut.

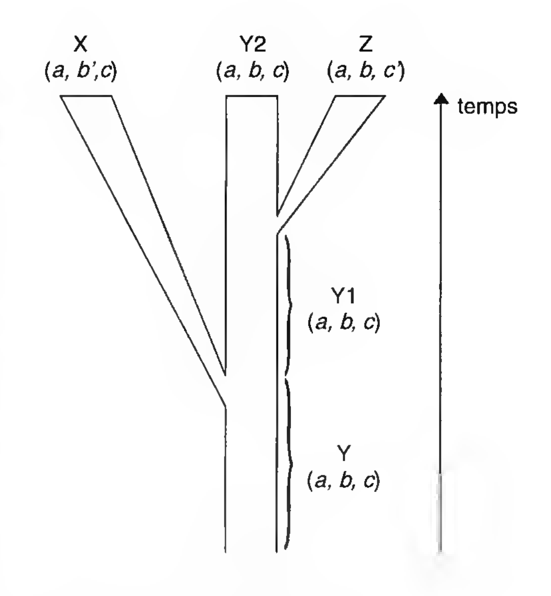


FIG. 4. — La limite d'application de la méthodologie cladistique (modifié de Hennig 1966). **a**, **b–b'**, **c–c'**, séries de transformations de caractères ; **X**, **Y**, **Y1**, **Y2**, **Z**, espèces.

Or, à propos du processus évolutif pris dans sa dimension historique, Hennig aborde un cas de figure où son approche méthodologique échoue à identifier les relations phylogénétiques (Hennig 1966 : 212, 213). On a là une excellente illustration des limites de la cladistique (Fig. 4).

De quoi s'agit-il ? De trois espèces contemporaines, X, Y2 et Z, qui sont le fruit de deux cladogenèses. La deuxième spéciation est responsable

de l'émergence des deux espèces sœurs Y2 et Z, mais aucune synapomorphie ne permet de déceler l'étroite parenté de Y2 et de Z. Si le processus évolutif s'est déroulé de cette manière, l'approche hennigienne échoue. Tout autre traitement de la ressemblance échoue aussi, car aucune méthode morphologique ne permet de mettre en évidence cette parenté. Seule l'inscription de la totalité du processus dans la colonne stratigraphique (l'archivage intégral dans les pierres) nous permettrait de voir, littéralement, que Y, Y1 et Y2 sont réellement différentes du point de vue des relations phylogénétiques (mais morphologiquement identiques) et, par voie de conséquence, que Y2 et Z sont étroitement apparentées. La systématique phylogénétique reconstitue les liens de parenté, mais ne les voit pas.

Face à cet exemple, la conclusion de Hennig est pragmatique. Ce n'est pas parce que l'on peut concevoir des situations où la systématique phylogénétique est impuissante, qu'il faut éviter d'en appliquer les méthodes chaque fois que c'est possible. Cette conclusion de bon sens, apparemment simpliste, a été battue en brèche de deux façons : par les paléontologues et par les phylogénéticiens constructeurs d'arbres où se reconnaissent de nombreux biologistes des molécules.

Pour beaucoup de paléontologues, le cas de figure choisi par Hennig est précisément l'un des canons de la recherche paléontologique évolutionniste qui admet que seule l'identification factuelle du processus évolutif au moyen d'archives complètes permet de concevoir les liens phylogénétiques (Godinot 1997). Ce point de vue remonte loin. Il est notamment illustré par la théorie des lignées de Depéret (1907), héritée non seulement de son maître Gaudry (1866), mais aussi de Hilgendorf (1867, 1879) et de Waagen (1869), précurseurs de la biostratigraphie évolutive. La stratophénétique de Gingerich (1979) en est la formulation moderne ; les phylogénies construites par ce dernier auteur sont des arbres évolutifs illustrant le processus de spéciation d'une façon très proche de la Figure 4, la superposition stratigraphique guidant l'analyse morphologique (en l'occurrence biométrique). On retrouve là la question de l'utilisation des données stratigraphiques à des fins de polarisation des caractères (ce qui revient à émettre des hypothèses de lien phylogénétique) vue dans le paragraphe précédent. Cette façon de concevoir la construction phylogénétique est fondée, à mon sens (Tassy 1991, 1996b), sur deux ambiguïtés. D'abord la confusion épistémologique entre fait et théorie : si la superposition stratigraphique est un fait, le lien exclusif entre deux organismes qui se succèdent dans le temps est une théorie. Ensuite, la confiance non quantifiable et irrémédiablement intuitive dans la qualité (= exhaustivité) des archives paléontologiques. De tout temps ce point a été controversé [voir notamment le dialogue entre Harper et Platnick (1978)]. Enfin, cette question essentielle touche à celle du prestige du paléontologue en tant que dépositaire d'un savoir permettant de formuler ce que l'on peut appeler le « verdict du spécialiste ». Bref, cette question de pure méthodologie débouche sur la sociologie des sciences : on ne s'étonnera donc pas des réactions des paléontologues.

En fin de compte, le modèle d'évolution conçu par Hennig permet d'illustrer les sources des réticences des paléontologues vis-à-vis de la systématique phylogénétique, sources tirées de deux constats opposés : (1) les archives fossiles sont suffisamment riches pour que l'on puisse lire l'évolution dans les strates géologiques sans avoir à invoquer de procédure analytique des caractères – c'est le point de vue que l'on vient de citer – ; (2) l'opinion inverse considère que les archives fossiles sont bien trop lacunaires (à la manière de ce qu'écrivait Darwin dans le chapitre IX de *On the Origin of Species*) pour que les comparaisons cladistiques que l'on peut tirer de ce qui est connu aient un sens vis-à-vis de la réalité, de la « vraie » phylogénie. Le travail dévolu au paléontologue est alors celui d'exhumer les fossiles en attendant le moment où est enfin remplie la condition d'exhaustivité des archives fossiles, afin de se retrouver dans la situation première et lire l'évolution dans les strates.

Les constructeurs d'arbres, modélisateurs de l'évolution et simulateurs de processus, ont, depuis une vingtaine d'années, conçu des situations comparables à celle envisagée par Hennig, où le processus évolutif est tel que l'analyse hennigienne des caractères (= cladistique = de parcimonie) est impuissante à découvrir les parentés réelles. Felsenstein (1978) parmi les premiers en a fourni un, devenu un cas d'école célèbre :

sachant un arbre vrai, certaines branches ont des taux d'évolution très différents pour l'ensemble des caractères et ces taux sont répartis sur les branches de telle sorte que l'analyse cladistique reconnaîtra comme synapomorphies ce qui est en réalité homoplasie. Je ne détaillerai pas plus l'exemple et je renvoie aux nombreuses discussions qu'il a suscitées (voir notamment Felsenstein 1981, 1983 ; Farris 1983 ; Sober 1983, 1988 ; Tassy 1991 ; Darlu & Tassy 1993). Ce modèle – comme tous les modèles, toutes les simulations incluant toutes les sophistications possibles, où l'on envisage *a priori* un processus évolutif dont le résultat est l'obscurcissement inévitable du message phylogénétique – ne dit qu'une chose : les hypothèses de synapomorphies peuvent être des erreurs. Cela ne disqualifie pas, pour autant, la recherche des synapomorphies dans le cadre de la systématique phylogénétique (Tassy 1996a) ; comment connaître la réalité en dehors de la mise en application d'une procédure de recherche ?

La réalité du processus évolutif nous est inconnue. Prenons une vingtaine d'espèces parmi n'importe quel grand groupe d'êtres vivants. Qui peut avoir la prétention de choisir *a priori* parmi les multiples modèles évolutifs qui ont pu opérer, le bon modèle, celui qui est réellement responsable des parentés et grâce auquel nous pourrons tirer les bonnes (= vraies) conclusions phylogénétiques ? Le seul modèle minimaliste à appliquer initialement, parce qu'il faut bien commencer par faire quelque chose, est celui qui permet de voir ce que donne une analyse de caractères visant à mettre en évidence (en tant qu'hypothèses) les deux seules transformations évolutives : les synapomorphies et les homoplasies. L'approche cladistique minimise le bruit (homoplasies) sans l'éliminer et maximise le signal (synapomorphie) sans le surévaluer. Cela n'empêche pas, ensuite, d'appliquer au « *pattern* » ainsi construit tous les modèles évolutifs aussi variés qu'imaginatifs que l'on peut souhaiter (Goujet & Tassy 1994), modèles visant éventuellement à minimiser le signal et à maximiser le bruit, ou à introduire des événements cachés que la seule observation de la matrice de données est incapable de restituer. Modèles évolutifs ? Dans la plupart des travaux actuels, l'efficacité des méthodes phylogénétiques – en l'occurrence l'approche de parcimonie – est évaluée au moyen de l'effet produit par l'application de différents modèles évolutifs sur le résultat phylogénétique, compte tenu d'un arbre vrai, préétabli (voir notamment Huelsenbeck & Hillis 1993 ; Hillis *et al.* 1994 ; Huelsenbeck 1995). Sur le plan empirique, ces modèles sur les processus sont le plus souvent liés à l'estimation de comportements évolutifs variables des nucléotides (ce qui débouche sur des pondérations de transformations). Patterson (1994) y voit des hypothèses sur les caractères (donc de l'analyse de caractères, donc du « *pattern* »), non des hypothèses sur les processus évolutifs. Autre débat !

Cette digression sur les pratiques phylogénétiques actuelles, particulièrement en biologie moléculaire, n'est pas hors sujet. Hennig, le premier, a conçu un processus évolutif mettant en échec l'analyse cladistique. Je vois sa conclusion pragmatique comme une manifestation de confiance dans l'analyse des caractères observés – sans lesquels la systématique ne serait pas ce qu'elle est –, ce qui revient à privilégier un modèle qui ne multiplie pas les événements évolutifs sans nécessité (Nelson 1994, se réclamant d'Aristote). Ce modèle consiste tout simplement à admettre *a priori* que le partage d'états dérivés est signe de proche parenté. Autrement dit, la conclusion de Hennig peut être comprise comme un plaidoyer pour la parcimonie (la « congruence » selon le vocabulaire hennigien, Hennig 1966 : 122) et anticipe les discussions contemporaines à propos de phylogénies moléculaires. « Si nous ne savons rien, alors la parcimonie (minimiser les changements à partir des données) est le meilleur moyen de sélectionner l'arbre » : ces mots de Penny *et al.* [1994 : 218, « *If we don't known anything, then parsimony (minimiz-ing changes to the data) is the best we can do for selecting the tree* »] viennent après bien des débats sur la qualité des méthodes d'analyse phylogénétique et leur capacité à restituer l'arbre vrai. J'ajouterai que Penny *et al.* soutiennent néanmoins la pondération des transformations (« *corrected parsimony* ») chaque fois que l'on a des raisons de le faire, c'est-à-dire si l'on sait quelque chose, pour reprendre leurs termes : pragmatisme n'est pas synonyme d'aveuglement.

LA CLASSIFICATION DES FOSSILES ET LA SYSTÉMATIQUE PHYLOGÉNÉTIQUE

S'il est clair que les fossiles ne sont pas exclus par Hennig de la reconstruction phylogénétique, leur traitement systématique, c'est-à-dire leur inclusion dans la classification, peut poser quelques problèmes dont le principal a trait à l'extension et la compréhension que l'on doit donner aux taxons dès lors que ces derniers incluent des fossiles. Une solution à ce problème, liée aux pratiques évolutionnistes (Simpson 1961), fut de définir des groupes ancestraux à partir de critères liés aux théories sur les processus (le plus souvent adaptatifs), groupes qui se révèlent le plus souvent paraphylétiques selon les critères cladistiques, voire même polyphylétiques.

Hennig (1966) a d'abord cherché à assigner les taxons aux catégories de la classification zoologique sur la base objective de l'âge géologique d'origine des groupes frères. Comme il est dit plus haut, l'âge géologique n'est pas seulement posé au travers de la découverte des fossiles mais en fonction des hypothèses sur la séquence des branchements, que les clades analysés aient ou non des représentants fossiles. Par exemple, dans cette optique, un clade remontant à une époque située entre le Crétacé supérieur et l'Oligocène (âge V selon Hennig 1966 : 186) est classifié au niveau ordinal. Cependant, ultérieurement, dans *Stammesgeschichte der Insekten*, Hennig (1969 : 10 ; 1981 : xviii) abandonna cette approche en soulignant que les débats consacrés à la question du choix du rang des taxons étaient à la fois subsidiaires et stériles. Autrement dit, les catégories linnéennes et le système nomenclatural associé n'offrent pas un cadre fonctionnel à l'expression des relations phylogénétiques entre clades ; ce point de vue, répété par Løvtrup (1973) et Griffiths (1976 : 168, où on lit que le livre de Hennig est paradigmatique) notamment, a aujourd'hui ses avocats (par exemple Willmann 1989 ; De Queiroz & Gauthier 1990 ; Lautin 1998). De la sorte, dans la classification des insectes selon Hennig (1969, 1981), les taxons de rang supérieur ne sont pas rapportés à des catégories formelles : le seul nom catégotisé des taxons ne dit rien de leur rang.

En outre, dans ce même ouvrage, Hennig (1969 : 30, fig. 6 ; 1981 : 25, fig. 6) donne une définition originale des taxons selon qu'ils contiennent (« *Gruppe* ») ou non (« **Gruppe* ») les fossiles qui leur sont apparentés (Fig. 5). Par exemple, les *Trichoptera sont le clade renfermant les espèces issues du dernier ancêtre commun des trichoptères actuels et les Trichoptera sont le clade renfermant les *Trichoptera ainsi que tous les taxons fossiles plus proches des *Trichoptera que de leur groupe frère (en l'occurrence les Lepidoptera). La conséquence générale

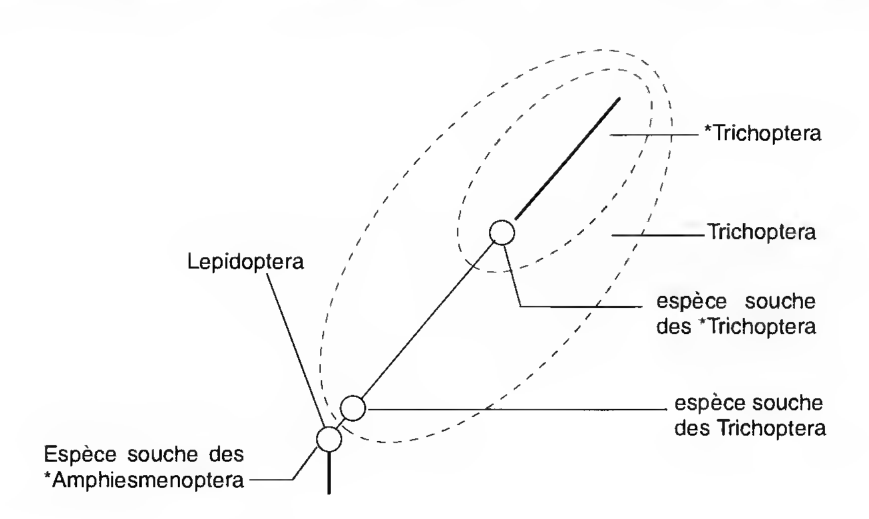


Fig. 5. — Les notions de « groupe » et de « groupe apical » selon Hennig. Le nom du groupe apical est accompagné d'un astérisque (*) (modifié de Hennig 1969).

de cette proposition est que dans le système formé par deux groupes frères un taxon fossile est inclus dans un clade fondé sur les représentants actuels dès lors que sa position est clairement identifiée par rapport aux deux groupes frères. Par exemple, en matière de classification des vertébrés, les taxons Synapsida et Theropsida sont des synonymes de Mammalia et le premier pélycosaurien carbonifère est un membre des Mammalia, même s'il n'est pas un membre des *Mammalia. Jefferies (1979) a exprimé le concept de *Gruppe* (*groupe) sous le binôme « *crown group* » que l'on peut traduire littéralement en français par « groupe-couronne » quoique les expressions « *taxon coronal* » (Janvier 1998 : 347) ou, mieux encore, « groupe apical » (Goujet comm. pers.) devraient faire jurisprudence.

Cette approche, parfaitement logique, butte malgré tout sur un point nomenclatural. Le point de départ – c'est-à-dire la catégorie assignée au *groupe apical – reste du domaine de l'arbitraire (Tassy 1988). Quel mammalogiste ou paléomammalogiste déciderait, par exemple, d'abandonner tels et tels taxons de rang ordinal à l'intérieur des Mammalia ; et s'il le fait, comment pourrait-il entraîner l'adhésion ? Aussi, dans la nature actuelle, l'ordre des Proboscidea est-il identique à la famille des Elephantidae (dans la Figure 6 on peut remplacer Proboscidea et *Proboscidea respectivement par Elephantidae et *Elephantidae). De la même façon, l'ordre des Hyracoidea n'est pas différent de la famille des Procaviidae, sans citer le célèbre exemple des Tubulidentata et de *Orycteropus afer* (l'ordre des Tubulidentata est restreint dans la nature actuelle à la seule espèce *O. afer*, autrement dit la redondance de la classification est totale, depuis la catégorie espèce jusqu'à la catégorie ordre). Bref, en dehors d'un illusoire conclave où les spécialistes décideraient quels sont les rangs des taxons de référence actuels à retenir – décision arbitraire ou démocratique, ce qui revient ici au même – on ne voit pas émerger de solution pratique. C'est peut-être la raison pour laquelle cette approche n'a été que peu discutée jusqu'à une époque récente. Aujourd'hui les questions de la compréhension des taxons reconnus dans la classification – donc nommés – et de leur signification dans le contexte phylogénétique refont pourtant surface dans les cercles paléontologiques (Rowe 1988 ; De Queiroz & Gauthier 1990 ; Rowe & Gauthier 1992 ; De Queiroz 1994).

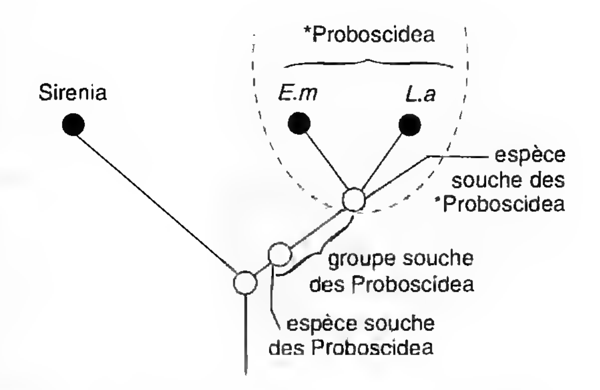


FIG. 6. — Cladogramme des Tethytheria actuels (éléphants et siréniens) montrant les notions de « groupe », de « groupe apical », et de « groupe-souche véritable » selon Hennig, appliquées aux Proboscidea. Le groupe-souche véritable des Proboscidea inclut toutes les branches fossiles plus proches parentes des *Proboscidea que des Sirenia. L'espèce souche des *Proboscidea est l'espèce ancestrale commune aux seuls proboscidiens actuels. l'espèce-souche des Proboscidea est l'espèce ancestrale de tous les proboscidiens actuels et fossiles. Dans cette figure, on peut remplacer indifféremment Proboscidea et *Proboscidea respectivement par Elephantidae et *Elephantidae. **E.m.**, *Elephas maximus* ; **L.a.**, *Loxodonta africana.*

Par ailleurs, même s'il dénonce dans une perspective phylogénétique la paraphylie des taxons actuels, Hennig (1969 : 36-39, fig. 8 ; 1981 : 33-35, fig. 8) admet des taxons paraphylétiques si ceux-ci ne comprennent que des fossiles et dès lors que la structure de parenté qu'ils partagent est celle d'un « *echte Stammgruppe* », que l'on peut traduire simplement par « groupe-souche véritable » (et qui est traduit en anglais par « *valid stem-group* »). Ultérieurement, Ax (1985) a proposé la notion de « *stem lineage* », mais malgré la démonstration de cet auteur je n'ai pas réussi à différencier sa « lignée souche » du groupe-souche véritable de Hennig. Le groupe-souche véritable (comme la « lignée souche » de Ax) d'un *groupe apical est ainsi formé de l'ensemble des fossiles qui se situent entre le dernier ancêtre commun des membres du groupe et le dernier ancêtre commun dudit groupe et de son groupe frère (Fig. 6). À l'inverse, un « *unechte Stammgruppe* » (traduit en anglais par « *invalid*

stem-group ») – que je traduis par « groupe-souche factice » qui, à mon sens, est meilleur sur le plan de l'assonnance que « groupe-souche faux » –, se situe à la base de plusieurs clades et est exclu tant au point de vue phylogénétique que nomenclatural.

Cette approche évoque la construction des groupes ancestraux des évolutionnistes à deux différence majeures près. Le groupe-souche véritable n'est défini que par rapport à un schéma cladistique et il ne comprend que des fossiles. Il reste que cette entorse paléontologique au strict principe de subordination des clades assumée par Hennig n'a pas entraîné l'adhésion des paléontologues cladistes. Ces derniers ont préféré classer les fossiles sans nommer de groupes paraphylétiques par le biais de conventions telles que la mise en séquence (Nelson 1972, 1974) ou la notion de plésion (Patterson & Rosen 1977) – le plésion étant une catégorie de n'importe quel rang incluant tout clade fossile et située, au moyen de la mise en séquence, dans une classification fondée sur les taxons actuels (voir notamment discussions dans Tassy 1981b, 1988).

D'autres points de vue soutiennent une subordination. Les idées de Hennig en matière d'espèce-souche et de groupe-souche exprimées en 1969 ont été revivifiées tardivement par les paléontologues avec notamment les concepts de « méta-espèce » et de « métataxon » (Donoghue 1985 ; Archibald 1994) qui sont deux groupes-souches véritables, l'un de rang spécifique, l'autre de rang supra-spécifique.

Il est manifeste que, durant les années soixante-dix, les paléontologues soucieux de maintenir certains des concepts évolutionnistes n'ont pas utilisé la notion défendue par Hennig de « groupe-souche véritable », qui sauvegarde l'existence de certains groupes fossiles paraphylétiques à la structure de parenté non ambiguë, préférant l'usage de groupes ancestraux aux contours flous. L'auraient-ils fait dans la mouvance de la propagation des idées hennigiennes que la cladistique d'aujourd'hui serait peut-être différente ; mais, après tout, c'est bien de cela dont parlent les travaux de Donoghue et de Archibald que je viens de citer. Peut-être la notion de paraphylie chez les groupes fossiles sera-t-elle positivement réévaluée dans les cercles cladistiques.

Il reste que les débats actuels à propos de l'impact des fossiles sur les classifications ne font donc que reprendre la démarche hennigienne de 1969 ; l'héritage hennigien est ici patent mais les solutions préconisées sont loin de faire l'unanimité.

CONCLUSION SOMMAIRE

En matière de paléontologie, à lire aujourd'hui des articles et ouvrages de référence tout imprégnés d'analyse cladistique (Donoghue *et al.* 1989 ; Novacek 1992 ; Forey 1992 ; Smith 1994), il est patent que le fossile a toute sa place dans la recherche phylogénétique. En parallèle, si la cladistique intègre volontiers les données paléontologiques, les paléontologues ont peu à peu intégré les méthodes cladistiques : une lecture attentive de la production paléontologique de ces dernières années, dans les revues mêmes de paléontologie, dénote une indiscutable évolution de la discipline dans cette direction (Goujet & Tassy 1997).

Aujourd'hui, la lecture de *Phylogenetic Systematics* et de *Die Stammesgeschichte der Insekten* n'est pas seulement un exercice d'histoire des sciences. Elle permet de mesurer très exactement, dans un contexte que j'estime toujours actuel, le rôle assigné à la paléontologie dans la reconstruction phylogénétique. Surtout, il est significatif que l'on puisse trouver, dans ces deux ouvrages des années soixante, deux sujets au cœur des débats actuels. D'une part, le débat sur le lien entre procédé méthodologique et processus évolutif qui anime les travaux des phylogénéticiens où la biologie moléculaire d'aujourd'hui (bien entendu absente de Hennig 1966) tient la plus grande place. D'autre part, celui sur le statut taxinomique des taxons incluant des fossiles. Il est tout autant significatif, à propos de processus évolutif, d'avoir été amené à évoquer la biologie moléculaire à partir d'une réflexion sur la paléontologie : une façon de souligner la pertinence et la richesse de l'œuvre de Hennig en général et de *Phylogenetic Systematics* en particulier.

Depuis près de trente ans, on a beaucoup paraphrasé Hennig sans pour autant apporter toujours de nouveauté. Certes, conclure, en matière

de phylogénétique, que tout a été dit par Hennig à la fin des années soixante confinerait à la cuistrerie. Et pourtant, il est peu de questions phylogénétiques importantes que Hennig n'ait entrevues. Vis-à-vis de la paléontologie, en tout cas, il est difficile de prendre en défaut Hennig qui a parfaitement vu la nature de l'information apportée par les fossiles – et sa vraie richesse. Hennig n'était pas paléontologue ; il était phylogénéticien, ceci compense cela, manifestement !

Remerciements
Je remercie Hervé Lelièvre qui m'a convaincu d'écrire cet article d'abord conçu pour une présentation orale lors de la réunion annuelle de la Société Française de Systématique. Ma lecture de *Die Stammesgeschichte der Insekten* (et singulièrement en matière de traduction de la langue de Hennig) a grandement bénéficié, comme à l'accoutumée, des lumières de Claude Dupuis qui a, par ailleurs, critiqué de façon aussi incisive que constructive une première version de ce texte. Je souligne, comme il se doit, que les erreurs et les lacunes qui persistent sont de mon fait. Remerciements également à Jean Roman qui m'a permis de ne pas faire d'erreur à propos d'échinoïdes. Les illustrations sont de Françoise Pilard (MNHN).

RÉFÉRENCES

Archibald J. D. 1994. — Metataxon concepts and assessing possible ancestry using phylogenetic systematics. *Systematic Biology* 43: 27-40.

Ax P. 1985. — Stem species and the stem lineage concept. *Cladistics* 1: 279-287.

Benton M. J. & Hitchin R. 1996. — Testing the quality of the fossil record by groups and by major habitats. *Historical Biology* 12: 111-157.

Benton M. J. & Storrs G. W. 1994. — Testing the quality of the fossil record ; paleontological knowledge is improving. *Geology* 22: 111-114.

Darlu P. & Tassy P. 1993. — *La reconstruction phylogénétique ; concepts et méthodes.* Masson, Paris, 245 p.

De Jong R. 1980. — Some tools for evolutionary and phylogenetic studies. *Zeitschrift für zoologisches Systematik und Evolutionsforschung* 18: 1-23.

Depéret C. 1907. — *Les transformations du monde animal.* Flammarion, Paris, 360 p.

De Queiroz K. 1994. — Replacement of an essentialistic perpective on taxonomic definitions as exemplified by the definition of "Mammalia". *Systematic Biology* 43: 497-510.

De Queiroz K. & Gauthier J. 1990. — Phylogeny as a central principle in taxonomy: phylogenetic definitions of taxon names. *Systematic Zoology* 39: 307-322.

Donoghue M. J. 1985. — A critic of the biological species concept and recommandations for a phylogenetic altetnative. *Bryologist* 88: 172-181.

Donoghue M. J., Doyle J. A., Gauthier J., Kluge A. G. & Rowe T. 1989. — The importance of fossils in phylogeny reconstruction. *Annual Review of Ecology and Systematics* 20: 431-460.

Dupuis C. 1979. — Permanence et actualité de la systématique : la « systématique cladistique » de Willi Hennig. *Cahiers des Naturalistes* 34 (1978) : 1-69.

— 1986. — Darwin et les taxinomies d'aujourd'hui : 215-240, *in* Tassy P. (coord.), *L'ordre et la diversité du vivant.* Fayard/Fondation Diderot, Paris.

Eldredge N. & Cracraft J. 1980. — *Phylogenetic Patterns and the Evolutionary Process.* Columbia University Press, New York, 349 p.

Farris J. S. 1983. — The logical basis of phylogenetic analysis: 7-36, *in* Platnick N. I. & Funk V. A. (eds), *Advances in Cladistics,* volume 2. Columbia University Press, New York.

Felsenstein J. 1978. — Cases in which parsimony or compatibility methods will be positively misleading. *Systematic Zoology* 27: 401-410.

— 1981. — A likelihood approach to character weighting and what it tells us about parsimony and compatibility. *Biological Journal of the Linnean Society* 16: 183-196.

— 1983 — Parsimony in systematics: biological and statistical issues. *Annual Review of Ecology and Systematics* 14: 313-333.

Fisher D. C. 1992. — Stratigraphic parsimony: 124-129, *in* Maddison W. P. & Maddison D. R (eds), *Excerpts from MacClade version 3.* Sinauer Associates Inc., Sunderland.

Forey P. L. 1982. — Neontological analysis versus palaeontological stories: 119-157, *in* Joysey K. A. & Friday A. E. (eds), *Problems of phylogenetic Reconstruction.* Academic Press, London.

— 1992. — Fossils and cladistic analysis : 124-136, *in* Forey P. L., Humphries C. J., Kitching I. J., Scotland R. W., Siebert D. J. & Williams D. M. (eds), *Cladistics, a Practical Course in Systematics.* Clarendon Press, Oxford.

Gardiner B. G. 1982. — Tetrapod classification. *Zoological Journal of the Linnean Society* 74: 207-232.

Gaudry A. 1866. — *Considérations générales sur les animaux fossiles de Pikermi.* Savy, Paris, 68 p.

Gauthier J., Kluge A. & Rowe T. 1988. — Amniote phylogeny and the importance of fossils. *Cladistics* 4: 105-209.

Gingerich P. D. 1979. — The stratophenetic approach

to phylogeny reconstruction in vertebrate paleontology: 41-77, *in* Cracraft J. & Eldredge N. (eds.), *Phylogenetic analysis and paleontology*. Columbia University Press, New York.

Godinot M. 1997. — Du déchiffrage des familles à la compréhension de l'évolution : l'exemple chez les primates : 89-101, *in* Exbrayat J.-N. & Flatin J. (dirs.), *l'évolution biologique, science, histoire ou philosophie ?* Vrin, Paris.

Goujet D. & Tassy P. 1994. — Analyse cladistique et/ou analyse de parcimonie : 43-52, *in* Tassy P. & Lelièvre H. (coords), Systématique et phylogénie, *Biosystema 11*. Société Française de Systématique, Paris.

— 1997. — Paléontologie et cladisme : l'actualité des relations, *in* Racheboeuf P. & Gayet M. (eds), Actualités Paléontologiques, *Géobios*, Mémoire Spécial 20 : 283-290.

Goujet D., Janvier P., Rage J.-C. & Tassy P. 1983. — Structure ou modalité de l'évolution : point de vue sur l'apport de la paléontologie, *in* Modalités, rythme et mécanismes de l'évolution biologique, *Colloque international du CNRS* 330 : 137-143.

Griffiths G. C. D. 1976. — The future of Linnaean nomenclature. *Systematic Zoology* 25: 168-173.

Halstead L. B. 1981. — Halstead's defence against irrelevancy. *Nature* 292: 403, 404.

Harper C. W. Jr & Platnick N. 1978. — Phylogenetic and cladistic hypotheses: a debate. *Systematic Zoology* 27: 354-362.

Hennig W. 1938. — Die Gattung *Rhachicerus* und ihre Verwansten im Baltischen Bernstein (Diptera). *Zoologischer Anzeiger* 123: 33-41.

— 1939. — Über einen Floh aus der Bernsteinsammlung des Herrn Scheele (Aphanipetra: Ctenopsyllidae). *Arbeiten über morphologische und taxonomische Entomologie* 6: 330-332.

— 1966. — *Phylogenetic Systematics*. University of Illinois Press, Urbana, 263 p.

— 1969. — *Die Stammesgeschichte der Insekten*. Waldemar Kramer, Frankfurt am Main, 436 p.

— 1974. — Kritische Bemerkungen zur Frage "cladistic analysis or cladistic classification". *Zeitschrift für zoologisches Systematik und Evolutionsforschung* 12: 279-294.

— 1981. — *Insect Phylogeny*. John Wiley & Sons, Chichester, 514 p.

— 1982. — *Phylogenetische Systematik*. Paul Parey, Berlin & Hamburg, 246 p.

Hilgendorf F. 1867. — Über *Planorbis multiformis* im Steinheimer Süßwasserkalk. *Monatsberichte kgl. preuss. Akademie der Wissenschaften zu Berlin* 1866: 474-504.

— 1879. — Zur Streitfrage des *Planorbis multiformis*. *Kosmos* 5: 10-22, 90-99.

Hillis D. M., Huelsenbeck J. P. & Cunningham C. W. 1994. — Application and accuracy of molecular phylogenies. *Science* 264: 671-674.

Hitchin R. & Benton M. J. 1997. — Stratigraphic indices and tree balance. *Systematic Biology* 46: 563-569.

Hoffstetter R. 1973. — Origine, compréhension et signification des taxons de rang supérieur : quelques enseignements tirés de l'histoire des mammifères. *Annales de Paléontologie, Vertébrés* 59 : 137-169.

Huelsenbeck J. P. 1994. — Comparing the stratigraphic record to estimates of phylogeny. *Paleobiology* 20: 470-483.

—1995. — Performance of phylogenetic methods in simulation. *Systematic Biology* 44: 7-48.

Huelsenbeck J. P. & Hillis D. M. 1993. — Success of phylogenetic methods in the four-taxon case. *Systematic Biology* 42: 247-264.

Janvier P. 1984. — Cladistics: theory, purpose, and evolutionary implications: 39-75, *in* Pollard J. W. (ed.), *Evolutionary Theory: Paths into the Future*. John Wiley and Sons, Chichester.

— 1986. — L'impact du cladisme sur la recherche dans les sciences de la vie et de la terre : 99-120, *in* Tassy P. (coord.), *L'ordre et la diversité du vivant*. Fayard/Fondation Diderot, Paris.

— 1998. — Les classifications phylogénétiques des vertébrés actuels et fossiles. *Bulletin de la Société Zoologique de France* 122 (1997) : 341-354.

Jefferies R. S. P. 1979. — The origin of chordates – a methodological essay: 443-477, *in* House M. R. (ed.), *The Origin of Major Invertebrate Groups*, Systematics Association, Special Volume 12. Academic Press, London.

Laurin M. 1998. — The importance of global parsimony and historical bias in understanding tetrapod evolution. Part I. *Systematics, middle ear evolution and jaw suspension. Annales des Sciences Naturelles* 1 : 1-42.

Levinton J. 1988. — *Genetics, Paleontology and Macroevolution*. Cambridge University Press, Cambridge, 637 p.

Løvtrup S. 1973. — Classification convention and logics. *Zoologica Scripta* 2: 49-61.

— 1977. — *The Phylogeny of Vertebrates*. John Wiley & Sons, London, 330 p.

Mayr E. 1974. — Cladistic analysis or cladistic classification. *Zeitschrift für zoologisches Systematik und Evolutionsforschung* 12: 94-128.

— 1986. — La systématique évolutionniste et les quatre étapes du processus de classification: 143-160, *in* Tassy P. (coord.), *L'ordre et la diversité du vivant*. Fayard/Fondation Diderot, Paris.

Nelson G. 1972. — Phylogenetic relationships and classification. *Systematic Zoology* 21: 227-230.

— 1974. — Classification as an expression of phylogenetic relationships. *Systematic Zoology* 22: 344-359.

— 1994. — Homology and systematics: 101-149, *in* Hall B. K. (ed.), *Homology, the Hierarchical Basis of Comparative Biology*. Academic Press, San Diego.

Nelson G. & Platnick N. 1981. — *Systematics and*

Biogeography; Cladistics and Vicariance. Columbia University Press, New York, 567 p.

Norell M. A. 1992. — Taxic origin and temporal diversity: the effect of phylogeny: 89-118, *in* Novacek M. J. & Wheeler Q. D. (eds), *Extinction and Phylogeny.* Columbia University Press, New York.

Norell M. A. & Novacek M. J. 1992. — The fossil record and evolution: comparing cladistic and paleontological evidence for vertebrate history. *Science* 255: 1690-1693.

Novacek M. J. 1992. — Fossils as critical data for phylogeny: 46-88, *in* Novacek M. J. & Wheeler Q. D. (eds), *Extinction and Phylogeny.* Columbia University Press, New York.

Patterson C. 1977. — The contribution of palentology to teleostean phylogeny: 579-643, *in* Hecht M. K., Goody P. C. & Hecht B. C. (eds), *Major Patterns in Vertebrate Evolution.* Plenum Press, New York.

— 1981. — Significance of fossils in determining evolutionary relationships, *Annual Review of Ecology and Systematics* 12: 195-223.

— 1994. — Null or minimal models: 173-191, *in* Scotland R. W., Siebert D. J. & Williams D. M. (eds), *Models in Phylogeny Reconstruction.* Clarendon Press, Oxford.

Patterson C. & Rosen D. E. 1977. — Review of ichthyodectiform and other Mezosoic teleost fishes and the theory and practice of classifying fossils. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 158: 81-172.

Paul C. R. C. 1982. — The adequacy of the fossil record: 119-157, *in* Joysey K. A. & Friday A. E. (eds), *Problems of Phylogenetic Reconstruction.* Academic Press, London.

Penny D., Lockhart P. J., Steel M. A. & Hendy M. D. 1994. — The role of models in reconstructing evolutionary trees: 211-230, *in* Scotland R. W., Siebert D. J. & Williams D. M. (eds), *Models in Phylogeny Reconstruction.* Clarendon Press, Oxford.

Rowe T. 1988. — Definition, diagnosis and origin of Mammalia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 8: 241-264.

Rowe T. & Gauthier J. 1992. — Ancesrry, paleontology and definition of the name Mammalia. *Systematic Biology* 41: 372-378.

Salles L. de Oliveira 1995. — *Phylogénie des ongulés basaux : l'évolution du complexe dentaire (morphologie des dents jugales supérieures) chez les « condylarthres » du Crétacé supérieur à l'Éocène et l'émergence des cétacés (Ungulata, Mammalia) ; avec la formulation d'un nouvel indice de cohérence stratophylogénétique : l'indice de Gaudry.* Thèse de l'université Paris VII, Paris, 477 p.

Schaefer B., Hecht M. K. & Eldredge N. 1972. — Phylogeny and paleontology, *in* Dobzhansky Th., Hecht M. K & Steere W. M. C. (eds), *Evolutionary Biology*, Volume 6, Century-Crofts, New York: 31-46.

Schlee D. 1978. — In Memoriam Willi Hennig 1913-1976. Eine biographische Skizze. *Entomologia Germanica* 4: 377-391.

— 1981. — Introduction to the English edition: xiii-xv, *in* Hennig W., *Insect Phylogeny.* John Wiley & Sons, Chichester.

Schmidt-Kittler N. & Willmann R. (eds) 1989. — Phylogeny and the Classification of Fossil and Recent Organisms. *Abhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg* 28: 1-300.

Schoch R. M. 1986. — *Phylogeny Reconstruction in Paleontology.* Van Nostrand Reinhold Company, New York, 353 p.

Siddall M. E. 1996. — Stratigraphic consistency and the shape of things. *Systematic Biology* 45: 111-115.

Simpson G. G. 1961. — *Principles of Animal Taxonomy.* Columbia University Press, New York, 247 p.

— 1975. — Recent advances in methods of phylogenetic inference: 3-19, *in* Luckett W. P. & Szalay F. S. (eds), *Phylogeny of the Primates, a Multi-disciplinary Approach.* Plenum Press, New York.

Smith A. B. 1984. — *Echinoid Palaeobiology.* Special Topics in Palaeontology 1. George Allen & Unwin, London, 190 p.

— 1994. — *Systematics and the Fossil Record.* Blackwell Scientific Publications, Oxford, 223 p.

Sober E. 1983. — Parsimony methods in systematics: 37-47, *in* Platnick N. I. & Funk V. A. (eds), *Advances in Cladistics,* volume 2. Columbia University Press, New York.

— 1988. — *Reconstructing the Past.* The MIT Press, Cambridge, 265 p.

Tassy P. 1981a. — Phylogeny as the history of evolution and phylogeny as a result of scientific investigation: the significance of paleontological data: 65-73, *in* Martinell J. (ed.), *Concept and Method in Paleontology. International symposium on Concept and Method in Paleontology.* Contributed Papers. University of Barcelona.

— 1981b. — Le crâne de *Moeritherium* (Proboscidea, Mammalia) de l'Éocène de Dor-el-Talha (Libye) et le problème de la classification phylogénétique du genre dans les Tethytheria McKenna, 1975. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle,* série 4, C 3 : 87-147.

— 1988. — The classification of Proboscidea: how many cladistic classifications? *Cladistics* 4: 43-57.

— 1991. — *L'Arbre à remonter le temps.* Christian Bourgois, Paris, 352 p.

— 1993. — Biochronologie, polarité des caractères et critère de « précédence géologique ». *in* Gayet M. (dir.), Paléobiochronologie en domaines marin et continental, *Paléovox* 2 : 68.

— 1996a. — Le cladisme trente ans après *Phylogenetic Systematics* ; quelques remarques à propos de débats récents. *Vie et Milieu* 46 : 115-123.

— 1996b. — Grades and clades: paleontological perspective of phylogenetic issues, *in* Meikle W. E., Howell F. C. & Jablonski N. G. (eds), Contemporary Issues in Human Evolution. *California Academy of Science Memoirs* 21: 55-76.

Thenius E. 1979. — Hennig's phylogenetische Systematik und paläontologische Befunde, *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte* 1979: 406-414.

Waagen W. 1869. — Die Formenreihe des *Ammonites subradiatus*. Versuch einer paläontologischen Monographie: 179-256, *in* Benecke E. W. (ed.), *Geognostisch-paläontologischen Beiträgen*, Band 2. R. Oldenbourg, München.

Wagner P. J. 1995. — Stratigraphic tests of cladistics hypotheses. *Paleobiology* 21: 153-178

Willmann R. 1989. — Palaeontology and the systematization of natural taxa, *in* Schmidt-Kittler N. & Willmann R. (eds), Phylogeny and the Classification of Fossil and Recent Organisms. *Abhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg* 28: 267-291.

Zimmerman W. 1937. — Arbeitsweise der botanischen Phylogenetik and anderer Gruppierungswissenschaften: 941-1053, *in* Abderhalden E. (ed.), *Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden*, Abteilung 9. Urban & Schwarzenberg, Berlin.

Soumis pour publication le 22 septembre 1997 ;
accepté le 24 mars 1998.

Cycleryon propinquus (Crustacea, Decapoda) des calcaires lithographiques du Tithonien inférieur de Canjuers (Var, France)

René-Pierre CARRIOL
Laboratoire de Paléontologie, Muséum national d'Histoire naturelle,
8 rue de Buffon, F-75231 Paris cedex 05 (France)
rene-pierre.carriol@wanadoo.fr

Sylvie SECRETAN
Laboratoire de Paléontologie, Muséum national d'Histoire naturelle,
8 rue Buffon, F-75231 Paris cedex 05 (France)

Carriol R.-P. & Secretan S. 1999. — *Cycleryon propinquus* (Crustacea, Decapoda) des calcaires lithographiques du Tithonien inférieur de Canjuers (Var, France). *Geodiversitas* 21 (1) : 25-31.

MOTS CLÉS
Crustacea,
Decapoda,
Eryonidae,
taxonomie,
Tithonien,
paléoécologie.

RÉSUMÉ
Première découverte d'un crustacé décapode dans les calcaires lithographiques de Canjuers. L'appartenance de cet animal à l'espèce *Cycleryon propinquus* souligne la ressemblance faunistique entre le gisement de Canjuers et ceux de Bavière (Allemagne) ainsi qu'avec celui de l'Ain (France).

KEY WORDS
Crustacea,
Decapoda,
Eryonidae,
taxonomy,
Tithonian,
paleoecology.

ABSTRACT
Cycleryon propinquus *(Crustacea, Decapoda) in the early Tithonian lithographic limestone of Canjuers (Var, France).*
First discovery of a crustacean decapod in the early Tithonian lithographic limestone of Canjuers (Var, France). The taxonomic attribution of this animal to *Cycleryon propinquus* confirms that the Canjuers fauna is close to those of Bavaria (Germany) and Ain (France).

INTRODUCTION

Le gisement de calcaires lithographiques de Canjuers (Tithonien inférieur d'Aiguines, Var) a déjà fourni des crustacés (Secretan *in* Roman *et al.* 1993) appartenant à trois classes, celle des branchiopodes avec des chonchostracés (?) ou des notostracés (?), celle des euthycarcinoïdes (?) et celle des malacostracés avec des isopodes (?). De nouvelles fouilles ont permis de mettre à jour les restes de spécimens appartenant à un autre ordre de malacostracés, celui des décapodes, avec l'éryonide faisant l'objet de cette étude.

Matériel

Le matériel est conservé au Laboratoire de Paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle (Paris, France). Il est constitué par l'empreinte et la contre-empreinte de deux spécimens.

Le premier (n° R11585) montre un céphalothorax avec la partie antérieure du premier segment abdominal et, en connexion, la première paire de péréiopodes. L'animal a été écrasé. Ce qui reste de la carapace thoracique se présente donc sous la forme d'un ensemble de morceaux dont certains montrent l'extérieur de la face dorsale et d'autres l'intérieur de la face ventrale.

Le second (n° R11586) est réduit à l'extrémité isolée d'un péréiopode. D'après sa taille, ce péréiopode appartient à une première paire d'appendice thoracique.

SYSTÉMATIQUE PALÉONTOLOGIQUE

Infraordre PALINURA Latreille, 1803
Superfamille ERYONOIDEA de Haan, 1841
Famille ERYONIDAE de Haan, 1841

Genre *Cycleryon* Glaessner, 1965

DIAGNOSE (Glaessner 1969). — Carapace subcirculaire, large bord frontal, yeux dans de petites encoches orbitaires semicirculaires.

Cycleryon propinquus (Von Schlotheim, 1822)
(Figs 1, 2)

Macrourites propinquus Von Schlotheim, 1822 : 35, pl. 3 fig. 2.

Coleia propinqua – Van Straelen 1925 : 148, fig. 67.

Cycleryon propinquus – Glaessner 1965 : 116, pl. 1 fig. 5 ; 1969 : 470, fig. 274(4a-4b).

Cyclocaris propinquus – Beurlen 1930 : 372, fig. 40a. – Beurlen & Glaessner 1930 : 64, fig. 12.

Eryon meyeri – Münster 1839 : 6, pl. 3 fig. 1 et pl. 4.

Eryon propinquus – Germar 1827 : 99. – Fraas 1855 : 92. – Oppel 1862 : 12, pl. 1 figs 2-4 et pl. 2 fig. 1. – Peiser 1904 : 25. – Walther 1904 : 173. – Von Knebel 1907 : 213, pl. 13. – Van Straelen 1922 : 1224. – Balss 1924 : 174, figs 1, 7.

Eryon rehmanni – Von Meyer 1838 : 415.

Eryon scholtheimi – König 1825 : 95. – Von Meyer 1836 : 280.

Eryon speciosus – Münster 1839 : 5, pl. 2 et pl. 3 fig. 2. – Quenstedt 1857 : 806, pl. 99, figs 28, 31.

Description

Céphalothorax

Le céphalothorax est arrondi. Sa longueur est égale à sa plus grande largeur. Le bord antérieur n'est pas observable avec précision. Néanmoins, du côté droit apparaît une portion de l'entaille orbitaire en partie cachée par un amas sédimentaire. Elle est de petite taille et son angle latéro-antérieur constitue une pointe dirigée vers l'axe médian de l'animal. Le bord latéral du bouclier très convexe montre du côté droit deux échancrures latérales. L'échancrure antérieure est large et profonde. L'échancrure postérieure est plus étroite et plus profonde. Le bord postérieur de chacune des deux échancrures rejoint le bord latéral de la carapace en formant avec celle-ci une pointe acérée (sur le côté gauche de l'animal, seule la pointe du bord postérieur de l'échancrure postérieure est visible). Du côté droit, en arrière de la pointe de l'échancrure postérieure, de nombreuses petites dents ornent le bord latéral droit. L'extrémité postérieure du bord latéral n'est observable ni du côté droit ni du côté gauche. Seul un fragment du bord postérieur de la carapace subsiste, concave et porteur d'une fine carène.

Le mauvais état de conservation de la surface de la carapace céphalothoracique n'a permis d'y distinguer ni sillon, ni carène. Néanmoins, certaines portions indiquent clairement que la surface dorsale est fortement tuberculée.

Abdomen

Le premier segment abdominal est incomplet et présente un déplacement par rapport à l'axe

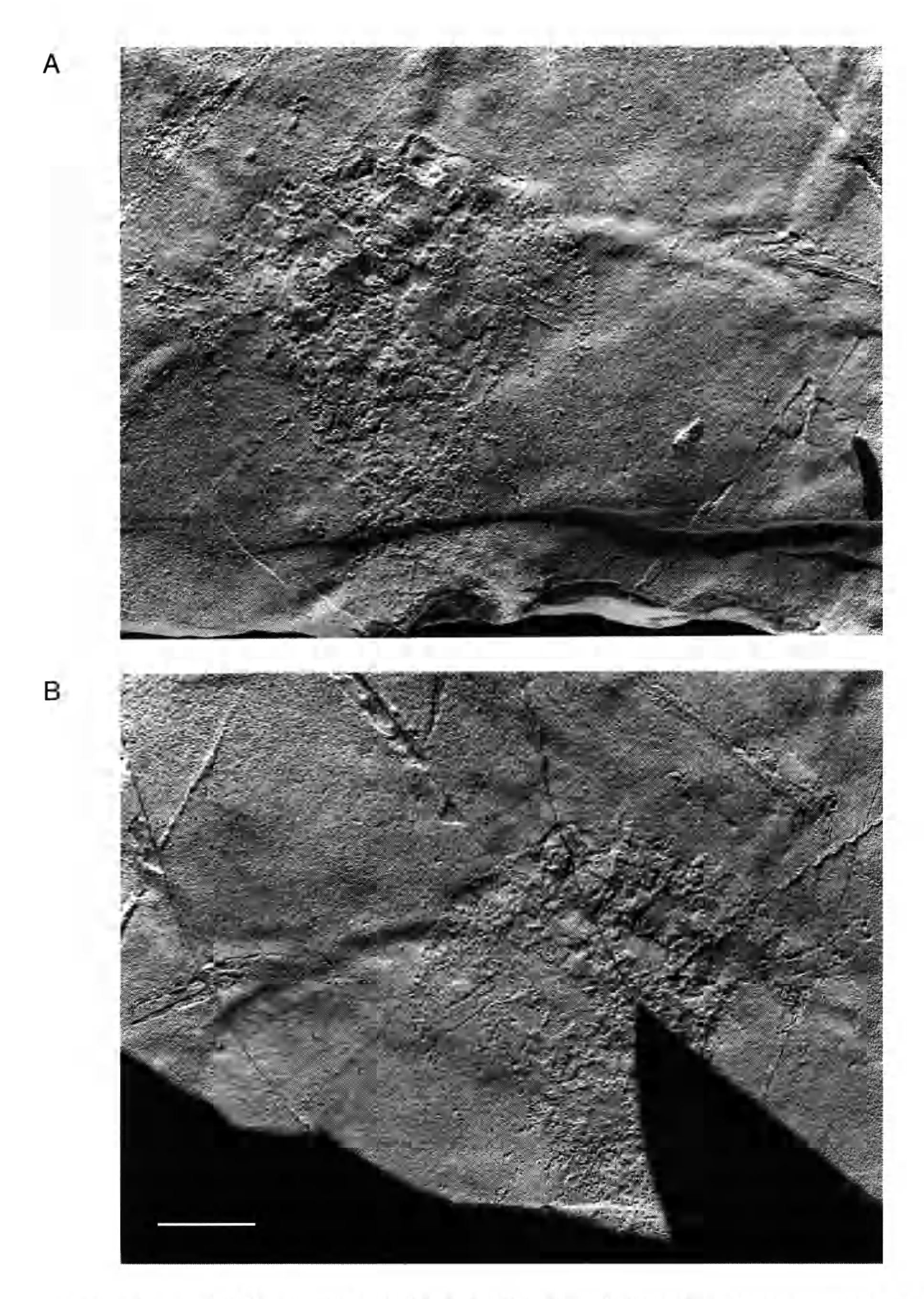


FIG. 1. — *Cycleryon propinquus* (R11585) ; **A**, photographie de l'empreinte du spécimen en vue dorsale montrant les restes de sa carapace, de son abdomen et de sa première paire de thoracopodes ; **B**, contre-empreinte du même spécimen. Échelle : 2 cm.

d'une fine carène longitudinale. Les autres segments abdominaux sont absents ainsi que le telson et les uropodes.

Appendices thoraciques

De la première paire de thoracopodes, on distingue les méropodites ainsi que la partie anté-

dactylopodite. Sur l'échantillon R11586, le propodite est entier, allongé. Il est comprimé latéralement et présente une largeur constante depuis son extrémité postérieure jusqu'à la base du doigt fixe. Ce dernier, dont la longueur atteint la moitié de celle du reste du propodite, se termine en pointe. Au niveau de l'articulation dactylopropodiale, le propodite présente une épine sur son bord externe. Cette épine fait face à celle située à la base du dactylopodite sur le bord externe de ce dernier. Le dactylopodite est plus long que le doigt fixe. Il est recourbé dans son quart antérieur. Son extrémité est élargie et aplatie comme la tête d'un clou.

Appendices céphaliques et abdominaux
Aucun appendice céphalique comme aucun appendice abdominal n'a été conservé.

Rapports et différences

Le genre *Cycleryon* comprend six espèces : *C. propinquus* (Von Schlotheim, 1822), *C. spinimanus* (Germar, 1827), *C. elongatus* (Münster, 1839), *C. orbiculatus* (Munster, 1839), *C. armatus* (Von Knebel, 1907) et *C. giganteus* (Van Straelen, 1923). Le *Cycleryon* de Canjuers a, comme *C. propinquus*, une première paire de péréiopodes aux propodites allongés. Il se distingue ainsi de *C. elongatus*, *C. orbiculatus* et *C. armatus* qui ont des propodites courts et larges. Il ne peut pas non plus être confondu avec *C. spinimanus* qui est pourvu de trois pointes sur chaque dactylopodite. Le *Cycleryon* de Canjuers présente sur le bord de son céphalothorax des échancrures latérales semblables à celles de *C. propinquus*. Ces échancrures sont proches l'une de l'autre, mais éloignées des entailles orbitaires. L'échancrure postérieure est plus profonde et plus étroite que l'échancrure antérieure. La différence peut ainsi être établie avec *C. giganteus* qui possède des échancrures latérales plus éloignées l'une de l'autre, mais plus proches des entailles orbitaires et dont l'échancrure postérieure est aussi profonde, mais plus étroite, que l'échancrure antérieure. En raison des propodites allongés de sa première paire de péréiopodes et des échancrures latérales de son céphalothorax, le *Cycleryon* de Canjuers est assimilable à l'espèce *C. propinquus*. Il s'en distingue néanmoins en présentant des dents, sur le bord latéral de son céphalothorax, uniquement en arrière de l'échancrure postérieure. Mais l'absence de dents entre l'échancrure postérieure et l'encoche orbitaire concerne un spécimen bien endommagé. Pour cette raison et en l'absence de carènes et de sillons sur la carapace, due très certainement au mauvais état de conservation de l'animal, nous avons rapporté le *Cycleryon* de Canjuers à l'espèce *C. propinquus*.

Paléoécologie

Roman *et al.* (1993) indiquent que « compte tenu du nombre insuffisant de spécimens récoltés à ce jour à Canjuers et de leur état de conservation, une comparaison des milieux de vie de Canjuers, de Cerin et de la Bavière serait prématurée ». La découverte de *C. propinquus* à Canjuers ne permet malheureusement pas de faire avancer le débat car on ignore pratiquement tout de l'écologie de ce crustacé. Tout au plus pouvons-nous préciser que les *Cycleryon* sont des décapodes benthiques marcheurs dans la mesure où leur morphologie suggère qu'ils devaient être de piètres nageurs. Nous ne connaissons pas leurs pièces buccales et affirmer qu'ils sont omnivores comme la plupart des macroures des fonds vaseux relève de l'extrapolation hasardeuse. D'ailleurs ces animaux affectionnaient-ils les fonds vaseux ? S'il est prouvé qu'une vie benthique était florissante sur le fond de la lagune de Cerin (Gall 1995), elle était beaucoup plus rare à Canjuers (Roman *et al.* 1993) et apparemment impossible à Solnhofen (Gall 1995). Les études sédimentologiques de Canjuers ne sont pas aussi poussées que celles faites à Solnhofen par exemple (Barthel *et al.* 1990). Elles ne permettent pas de comparaisons valables sur le plan des reconstitutions paléoécologiques et la présence de *Cycleryon* est un faible atout en lui-même pour cela.
C. propinquus est présent dans les trois gisements, mais vivait-il dans les lagunes où se sont formés les calcaires lithographiques ? L'incertitude demeure quant au transport éventuel de ses restes avant son enfouissement et sa fossilisation, en raison de courants, de tempêtes, etc.
Son mode de vie, son alimentation ne peuvent être déduits du peu que nous connaissons de ses pièces buccales.

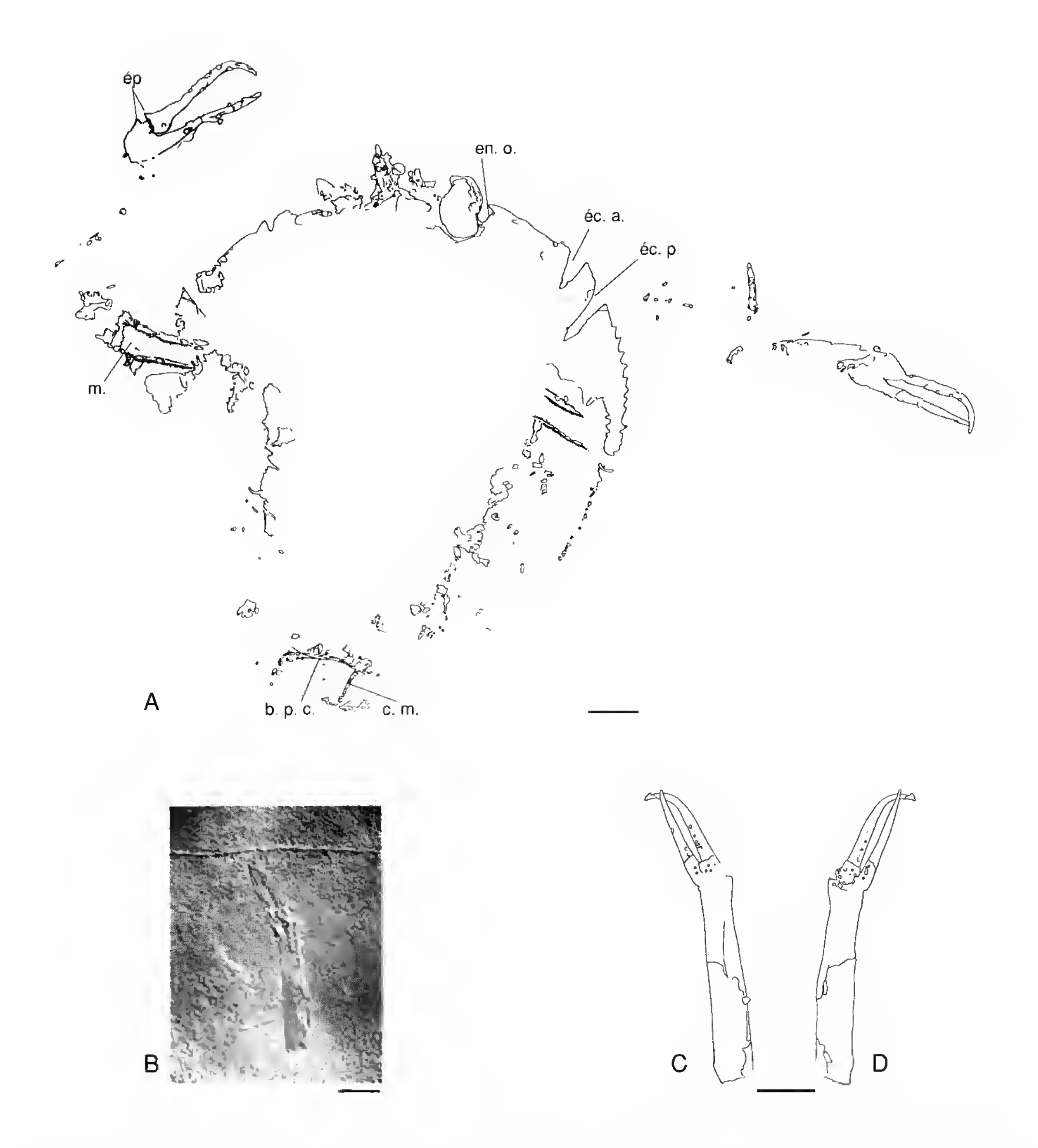


FIG. 2. — *Cycleryon propinquus* ; **A**, dessin des contours de l'empreinte du spécimen photographié (R11585) ; **B**, **C**, photographie et dessin de l'empreinte d'un propodite avec le doigt fixe et le dactylopodite (R11586) ; **D**, dessin de la contre-empreinte du même spécimen. **b. p. c.**, bord postérieur de la carapace ; **c. m.**, carène médiane ; **éc. a.**, échancrure antérieure ; **éc. p.**, échancrure postérieure ; **en. o.**, entaille orbitaire ; **ép.**, épines, **m.**, méropodite. Échelles : 1 cm.

On a cherché quel pouvait être leur équivalent parmi les Eryonoidea dans la nature actuelle.
Aucune forme vivante ne reproduit l'aspect général de leur morphologie. Cependant, chez une espèce actuelle, *Polycheles scultus*, nous trouvons la réplique exacte du chélipède de *C. propinquus*, au propode long et étroit, aux doigts minces, au dactyle recourbé à son extrémité, extrêmement caractéristique.
Mais nous ne retrouvons le bouclier arrondi, au

contour circulaire, suivi d'un abdomen étroit, à crête tuberculée longitudinale, de *Cycleryon* que chez certains représentants du genre créé par Bate (1882) : *Eryoneicus*. Ce genre fut reconnu comme tel, nous dit Bernard (1953), pendant une quarantaine d'années. En 1915, Bouvier considérait les *Eryoneicus* comme des adultes indépendants. Après différentes controverses (Sund, dès 1915, proposait le rattachement d'*Eryoneicus* à des formes adultes de polychelides), l'ensemble des spécialistes, avec Calman (1925), concluent que « malgré la forte taille de certaines espèces et l'existence de pléopodes sexuels bien développés » les *Eryoneicus* sont des larves nageuses de formes de grands fonds tel *Polycheles*. Conclusion adoptée par Boas (1939), à laquelle se rendra alors Bouvier.
Ces deux comparaisons convergent vers *Polycheles*.
Bernard (1953) observe que les Eryonidae « communs au Jurassique, deviennent abyssaux à partir du Crétacé ».
Morière (1883), étudiant un *Eryon* du Lias supérieur du Calvados, à La Caine, suggérait que « comme la rade de La Caine constituait la limite de la mer liasique, on peut en conclure que les *Eryon* devaient être des crustacés littoraux ».
Par ailleurs, nous savons que les *Eryoneicus* ne sont pas des formes bonnes nageuses et que, comme beaucoup de formes larvaires, elles subissent d'importantes migrations verticales, surtout passives, moins souvent horizontales, se maintenant aux abords du talus continental.
Certains *Polycheles*, eux, vivent sur le talus continental. *P. typhlops* vit entre 2000 et 300 m sur des vases côtières. Un autre Eryonidae, *Willemoesia*, récolté à 2000 m doit, pense-t-on, pondre dans la zone abyssale. Les femelles de *Polycheles* libèrent leurs œufs plus haut sur le talus continental.
On retire de ces quelques observations l'impression que, d'une part les Eryonidae du Jurassique n'ont pas rencontré, par la suite, les conditions leur permettant de survivre sous leur forme initiale, en réponse à quoi, d'autre part, certaines de leurs formes adultes auraient pu « régresser » et s'adapter au milieu nectonique. Il n'est pas exclu qu'un processus hétérochronique ait participé au passage des Eryonidae du Jurassique aux *Polycheles* actuels dont les formes larvaires ont conservé les grands traits des formes adultes jurassiques. Celles-ci ont, elles-mêmes, transmis aux Polychelidae actuels certains autres caractères morphologiques qu'elles possédaient, tels leurs chélipèdes.
On ne peut nier une filiation évidente entre les représentants fossiles des Polychelidae et leurs représentants actuels. Mais le parallèle entre les formes adultes des uns et les formes larvaires des autres pose le problème des processus d'adaptation qui leur ont permis de franchir la variation de milieu qu'ils ont rencontré.

CONCLUSION

La faune de Canjuers présente une ressemblance marquée avec celles, presque contemporaines, des calcaires lithographiques du Tithonien inférieur de Bavière et des calcaires lithographiques du Kimméridgien supérieur de Cerin (Ain, France) (Roman *et al.* 1993). La découverte, à Canjuers, de *C. propinquus*, déjà signalée en Bavière (Von Schlotheim 1822) et à Cerin (Van Straelen 1925), confirme cette constatation et fait passer à dix-neuf le nombre des espèces communes à Canjuers et à la Bavière et à cinq celui des espèces communes à Canjuers et Cerin.

Remerciements
Nous exprimons toute notre reconnaissance aux autorités militaires du camp de Canjuers, à J. Roman (Laboratoire de Paléontologie, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, France) qui a conduit la campagne de fouilles, à J. M. Barrat (Laboratoire de Paléontologie, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, France) qui a récolté les spécimens de décapodes qui nous ont été confiés et à D. Serrette (Laboratoire de Paléontologie, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, France) qui les a photographiés. Nous tenons également à remercier les rapporteurs, R. M. Feldman (Department of Geology, Kent State University, Kent, USA) et J.-C. Gall (Institut de Géologie, Université L. Pasteur, Strasbourg, France), pour leurs remarques avisées.

RÉFÉRENCES

Balss H. 1924. — Studien an fossilen Decapoden, II. *Sonderabdruck aus der "Palaeontologischen Zeitschrift"* 6: 174-184.

Barthel K. W., Swimburne N. H. M. & Conway Morris S. 1990. — *Solnhofen: a Study in Mesozoic Palaeontology*. Cambridge University Press, Cambridge, 236 p.

Bate S. 1882. — *Eryoneicus*, a new genus allied to *Willemoesia*. *Annals and Magazine of Natural History* 5(10): 456-458.

Bernard F. 1953. — Decapoda Eryonidae (*Eryoneicus* et *Willemoesia*). *Dana-Report* 37: 1-93.

Beurlen K. 1930. — Vergleichende stammesgeschichte. *Fortschritte der Geologie und Palaeontologie* 8(26): 317-586

Beurlen K. & Glaessner M. F. 1930. — Systematik der Crustacea Decapoda auf stammesgeschichtlicher grundlage. *Zoologische Jahrbucher* 60: 49-84.

Boas J. E. R. 1939. — Die Gattung *Polycheles*, ihre verwandtschaftliche Stellung und ihre postembryonal Entwicklung. *Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab. Biologische meddelelser* 14(7): 1-32.

Bouvier E. L. 1915. — Observations nouvelles sur le genre *Eryoneicus*. *Bulletin du Musée océanologique de Monaco* 309 : 12-24.

Calman W. T. 1925. — On macrurous Decapods Crustacea collected in South African waters by S. S. "Pickle". *Union of South Africa, Fisheries and Marine Biology Survey*, Report 4: 1-26.

De Haan W. 1833-1850. — Crustacea, *in* Siebold P. F. (ed.), *Fauna japonica*. Leiden, 243 p.

Fraas O. 1855. — Beiträge zum obersten weissen Jura in Swaben. *Jahreshefte des Vereins für Vaterländische Naturkunde in Württemberg, 11^{r} jahrg.*: 76-106.

Gall J.-C. 1995. — *Paléoécologie – Paysages et environnements disparus*. Masson éditeur, Paris, Milan, Barcelone, 241 p.

Germar E.-F. 1827. — Ueber die Versteinerungen von Solenhofen. *Keferstein's Deutschland, Geognostisch Geologisch Dargestellt* 4(2): 89-110.

Glaessner M. F. 1965. — Vorkommen fossiler dekapoden (Crustacea) in fisch-schiefern. *Senckenbergiana lethaea* 46a: 111-122.

— 1969. — Decapoda: 399-532, *in* Moore R. C. (ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology* : Part R, Arthropoda 4, Crustacea (Except Ostracoda). Myriapoda. Hexapoda 2. University of Kansas.

König E. 1825. — *Icones fossilium sectiles*. London, 99 p.

Latreille P. A. 1802-1803. — *Histoire naturelle, générale et particulière des crustacés et des insectes*. Paris, 468 p.

Morière M. 1883. — Note sur une Eryonidée nouvelle trouvée à La Caine (Calvados) dans le Lias supérieur. *Bulletin de la Société linnéenne de Normandie*, série 3, 7 : 3-10.

Münster G. 1839. — Abbildung und Beschreibung Fossilen langschwänzigen Krebse in den Kalkschiefern von Bayern. *Beiträge zur Petrefactenkunde*, 2. Bayreuth, 48 p.

Oppel A. 1862. — Üeber jurassische crustacean. *Palaeontologische Mittheilungen aus dem Museum des Koeniglich Bayerischen Staates* 1: 1-120.

Peiser G. 1904. — *Beitrag zur Kenntniss der in den Kalkschiefern von Solnhofen auftretenden Gattung Eryon und ihrer Beziehungen zu verwandten recenten Tiefseekrebsen*. Inaugural Dissertation, Erlangen, 59 p.

Quenstedt F.-A. 1857. — *Der Jura*. Tübingen, 842 p.

Roman J., Atrops F., Arnaud M., Barale G., Barrat J. M., Boulier A., Broin de F., Gill G. A., Michard J. G., Taquet P. & Wenz S. 1993. — Le gisement tithonien inférieur des calcaires lithographiques de Canjuers (Var, France) : état actuel des connaissances, *in* Bernier P. & Gaillard C. (eds), Les calcaires lithographiques. Sédimentologie, Paléontologie, Taphonomie, *Geobios*, M. S. 16 : 126-135.

Sund O. 1915. — *Eryoneicus* and *Polycheles*. *Nature* 2300: 372, 373.

Van Straelen V. 1922. — Les crustacés décapodes du Portlandien de Cerin-Marchampt (Ain). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, Paris 175 : 1224-1226.

— 1923. — Crustacés décapodes macroures nouveaux des terrains secondaires. *Annales de la Société royale zoologique de Belgique* 53 : 84-93.

— 1925. — Contribution à l'étude des crustacés décapodes de la période jurassique. *Mémoires de la Classe des Sciences. Académie royale de Belgique*, série 2, 7 : 1-462.

Von Knebel W. 1907. — Die Eryoniden des oberen weissen Jura von süddeutschland. *Archiv für Biontologie* 2: 195-233.

Von Meyer H. 1836. — Beiträge zu *Eryon*, einem Geschlechte fossiler langschwänziger Krebse. *Nova Acta physico-medica Academiae Caes. Leopoldino-Carolinae Naturae Curiosorum* 18: 261-284.

— 1838. — Mittheilungen an Pr Bronn gerichtet. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geognosie, Geologie und Petrefaktenkunde* 4: 413-418.

Von Schlotheim E.-F. 1822. — *Nachträge zur Petrefactenkunde*. Gotha, 100 p.

Walther J. 1904. — Die fauna der Solenhofener Plattenkalke bionomisch betrachtet. *Festchrist zum 70 ten Geburstage v. E. Haekel*: 135-214.

Soumis pour publication le 8 juillet 1997 ;
accepté le 8 janvier 1998.

Les vertébrés (Placodermi, Galeaspida) du Dévonien inférieur de la coupe de Lung Cô-Mia Lé, province de Hà Giang, Viêt Nam, avec des données complémentaires sur les gisements à vertébrés du Dévonien du Bac Bo oriental

Philippe JANVIER
Laboratoire de Paléontologie, UMR 8569, Muséum national d'Histoire naturelle,
8 rue de Buffon, F-75231 Paris cedex 05 (France)
janvier@mnhn.fr

Ta Hoa PHUONG
Département de Géologie, Université nationale du Viêt Nam à Hanoï,
90 rue Nguyên Trai, Thanh Xuan, Hanoï (Viêt Nam)
kdiachat@netnam.org.vn

Janvier P. & Ta Hoa Phuong 1999. — Les vertébrés (Placodermi, Galeaspida) du Dévonien inférieur de la coupe de Lung Cô-Mia Lé, province de Hà Giang, Viêt Nam, avec des données complémentaires sur les gisements à vertébrés du Dévonien du Bac Bo oriental. *Geodiversitas* 21 (1) : 33-67.

RÉSUMÉ
Les vertébrés des formations de Si Ka, Bac Bun et Mia Lé (Dévonien inférieur, Lochkovien-Praguien) de la coupe Lung Cô-Mia Lé (province de Hà Giang, nord du Viêt Nam) sont représentés par quelques restes de galéaspides, d'antiarches, d'arthrodires et par un pétalichthyide nouveau, *Tongdzuylepis vietnamensi* n.g., n.sp. La liste faunique de la Formation de Khao Lôc (Lochkovien inférieur) à Tòng Vài (province de Hà Giang) est complétée par la description d'un galéaspide, *Laxaspis yulongssus*, et de trois antiarches *Heteroyunnanolepis qujingensis*, *Zhanjilepis aspratilis* et *Minicrania lissa* n.sp. Un nouvel antiarche, *Yunnanolepis spinulosa* n.sp., associé à du matériel de *Chuchinolepis dongmoensis* et *Youngolepis* sp. est décrit dans des niveaux de la limite entre les formations de Si Ka et Bac Bun du gisement de Ban Nhuân (province de Thái Nguyên, nord du Viêt Nam). Une description complémentaire et des précisions taxonomiques sont apportées quant aux galéaspides et antiarches de la Formation de Bac Bun du gisement de Dông Mo (province de Lang Son, nord du Viêt Nam). Enfin, un nouveau sarcoptérygien, *Langdenia campylognatha* n.sp. est décrit dans la Formation de Bac Bun du gisement de Trang Xa (province de Thái Nguyên).

MOTS CLÉS
Vertebrata, Galeaspida, Placodermi, Sarcopterygii, Dévonien, Viêt Nam, systématique, biostratigraphie.

ABSTRACT
Vertebrates (Placodermi, Galeaspida) of the Lower Devonian of the Lung Cô-Mia Lé section, Hà Giang Province, Vietnam, with complementary comments on vertebrates deposits of the eastern Bac Bun Devonian.
The vertebrates of the Si Ka, Bac Bun and Mia Lé formations (Lower Devonian, Lochkovian-Pragian) of the Lung Cô-Mia Lé section (Hà Giang Province, northern Vietnam) are represented by some galeaspid, arthrodire and antiarch remains, and by a new petalichthyid, *Tongdzuylepis vietnamensis* n.g., n.sp. The faunal list of the Khao Lôc Formation (Lower Lochkovian) at Tòng Vài (Hà Giang Province) is completed by the description of a galeaspid, *Laxaspis yulongssus*, and three antiarchs, *Heteroyunnanolepis qujingensis*, *Zhanjilepis aspratilis* and *Minicrania lissa* n.sp. A new antiarch, *Yunnanolepis spinulosa* n.sp., associated with *Chuchinolepis dongmoensis* and *Youngolepis* sp., is described from the transition beds between the Si Ka and Bac Bun formations at Ban Nhuân (Thái Nguyên Province, northern Vietnam). A complementary description and taxonomic comments are made for the galeaspids and antiarchs of the Bac Bun Formation at Dòng Mo (Lang Son Province, northern Vietnam). Finally, a new sarcopterygian, *Langdenia campylognatha* n.sp. is described from the Bac Bun Formation at Trang Xa (Thái Nguyên Province).

KEY WORDS
Vertebrata,
Galeaspida,
Placodermi,
Sarcopterygii,
Devonian,
Vietnam,
systematics,
biostratigraphy.

INTRODUCTION

Les recherches menées depuis 1985 sur les vertébrés du Dévonien inférieur du nord du Viêt Nam (Bac Bo) ont conduit à la découverte de plusieurs gisements importants (Trang Xa, Dông Mo, Ban Nhuân) dont les faunes ont été décrites par Tong-Dzuy Thanh & Janvier (1987, 1990, 1994), Janvier *et al.* (1993) et Tong-Dzuy Thanh *et al.* (1995). Ces recherches ont également permis d'établir des corrélations biostratigraphiques entre le Dévonien inférieur du Bac Bo et celui du Yunnan oriental et du Guangxi, en Chine. Chaque année, nos collègues vietnamiens et nous-mêmes avons complété la connaissance de ces faunes de vertébrés par la découverte de nouveau matériel, voire de nouveaux gisements, au cours de missions de terrain. L'une d'elles, en 1993, avait pour but d'effectuer une révision de la coupe de Lung Cô à Mia Lé, à l'extrême nord du Viêt Nam (province de Hà Giang ; Figs 1, 2), coupe-type des trois formations les plus importantes du Dévonien inférieur du Viêt Nam (formations de Si Ka, Bac Bun et Mia Lé). Outre les découvertes paléontologiques qui ont été faites à cette occasion, cette révision de la coupe de Lung Cô-Mia Lé a un intérêt historique en raison des accusations de fraude scientifique qui ont longtemps pesé sur les travaux de Jacques Deprat [v. historique par Durand-Delga (1990), mais aussi Henry (1994)]. Ces travaux de terrain ont confirmé, tout au moins pour cette coupe, la justesse des observations de Deprat quant à la lithostratigraphie. Dans le district de Dong Van, les données très détaillées concernant la biostratigraphie de la coupe, voisine, de Dong Van-Nho Qué ont été présentées dans les travaux de Deprat (1915), Dang Tran Huyên (1976), Tong-Duy Thanh (1986, 1993), Paris *et al.* (1993), Tong-Dzuy Thanh & Ta Hoa Phuong (1994) et Ta Hoa Phuong (1994). Les nouvelles recherches de terrain sur la coupe de Lung Cô-Mia Lé ont également permis d'enrichir la connaissance des faunes des trois formations dévoniennes (Si Ka, Bac Bun et Mia Lé) et de découvrir les premiers vertébrés de la Formation de Mia Lé.

Par ailleurs, cet article présente également quelques nouvelles données sur du matériel

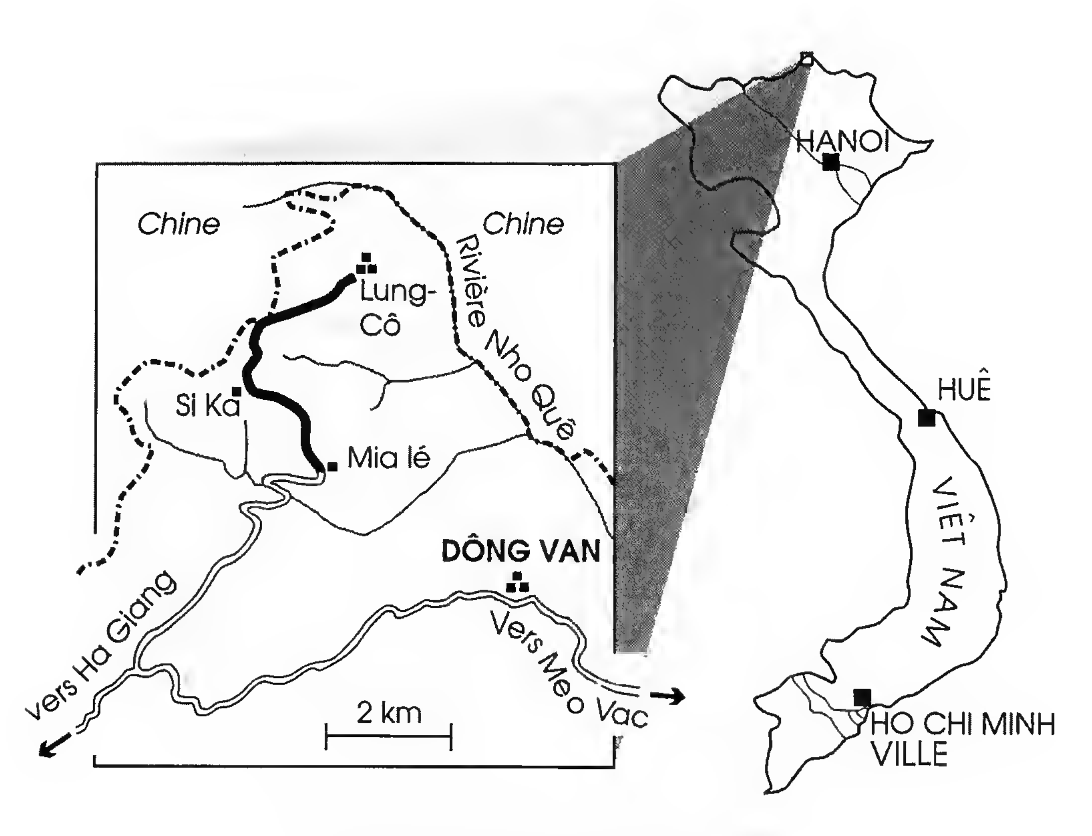


FIG. 1. — Carte de localisation de la coupe de Lung Cô-Si Ka.

complémentaire ou de nouvelles interprétations sur le matériel déjà publié d'autres gisements du Dévonien inférieur du Bac Bo (Tòng Vài, Ban Nhuan, Dông Mo et Trang Xa).

Les spécimens décrits ici sont conservés au Musée du Service Géologique du Viêt Nam (Bao Tang Dia chât), 6 rue Pham Ngu Lao, Hanoï (préfixe BT) et au Musée de Géologie de l'Université nationale du Viêt Nam à Hanoï (préfixe CS). Les collections anciennes, appartenant auparavant au Département de Géologie de l'Université de Hanoï (Université nationale du Viêt Nam à Hanoï), conservent, en plus, le sigle VND.

LES VERTÉBRÉS DE LA COUPE DE LUNG CÔ-MIA LÉ : CADRE GÉOLOGIQUE

La coupe de Lung Cô-Mia Lé est située à l'extrême nord du Viêt Nam, dans la province de Hà Giang (Fig. 1) et fut étudiée en détail pour la première fois par Deprat (1915). Cet auteur y distinguait cinq séries (Lung Cô, Si Ka, Bac Bun, Mia Lé et Ma Pi Len). Il considérait les quatre premières comme étant d'âge ordovicien, et la dernière comme étant d'âge « gothlandien » inférieur (c'est-à-dire silurien inférieur dans la terminologie actuelle). C'est dans la Série de Si Ka de cette coupe que Deprat a découvert les premiers restes de vertébrés dévoniens du Viêt Nam, que Mansuy (1915) a attribués respectivement à un « Ostracoderme » indéterminé, *Asterolepis* et *Homosteus*. Mansuy (1915 : 2) souligne le curieux anachronisme de ces vertébrés réputés dévoniens en Europe, mais qui auraient été ordoviciens au Viêt Nam. Il tente cependant de justifier cette datation, d'une part par l'existence de vertébrés (pourtant bien différents) dans l'Ordovicien des États-Unis (découverts par Walcott dès 1892), et d'autre part par la présence d'un unique spécimen de « *Trinucleus ornatus* » (*Deanaspis goldfussi*) dans les couches immédiatement sus-jacentes au niveau à vertébrés (Deprat

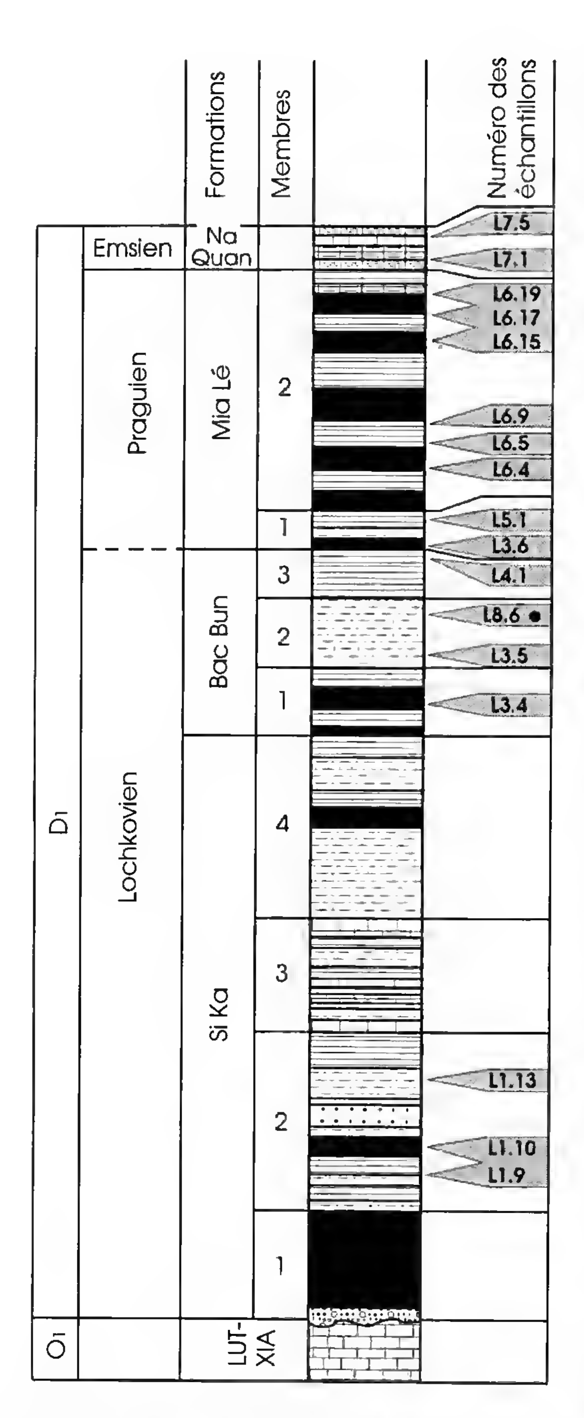


FIG. 2. — Log synthétique de la coupe de Lung Cô-Si Ka, montrant la position stratigraphique des principaux niveaux fossilifères et la répartition des vertébrés décrits ici. **L1.9**, restes de plantes indéterminées, ostracodes, vertébrés ; **L1.10**, ostracodes, crustacés (phyllocarides), gastéropodes, vertébrés ; **L1.13**, restes de plantes indéterminées, bivalves ; **L3.4**, restes de plantes indéterminées, bivalves, crustacés (phyllocarides), brachiopodes (*Howittia wangi*), vertébrés ; **L3.5**, vertébrés (Placodermi gen. et sp. indet.) ; **L8.6** (échantillon récolté hors coupe, mais rapporté par sa lithologie au sommet du Membre 2 de la Formation de Bac Bun), brachiopodes (lingulides indéterminés), vertébrés (*Tongdzuylepis vietnamensis* n. g., n. sp.) ; **L4.1**, vertébrés (Petalichthyida gen. et sp. indet.) ; **L3.6**, brachiopodes (*Euryspirifer tonkinensis*) ; **L.5.1**, brachiopodes (*Hysterolites* sp.), vertébrés ; **L6.4**, restes de plantes indéterminées, bivalves, brachiopodes (*Hysterolites* sp.), euryptérides, vertébrés ; **L6.5**, brachiopodes (*Euryspirifer tonkinensis*) ; **L6.9**, brachiopodes (*Euryspirifer tonkinensis*) ; **L6.15-19** abondante faune à *Euryspirifer tonkinensis*, vertébrés ; **L7.1**, dacryoconarides (*Nowakia* sp. aff. *N. zlichovensis*) ; **L7.5**, dacryoconarides (*Nowakia barrandei*, *Homoctenus* sp.).

1917). Or, c'est précisément ce « *Trinucleus ornatus* », ainsi qu'un autre spécimen de Bên Thuy, au Viêt Nam central, qui sera plus tard au centre de l'« Affaire Deprat » (Durand-Delga 1990 ; Henry 1994). Tong-Dzuy Thanh & Janvier (1987, 1990) ont montré que les fragments de carapace de l'« Ostracoderme » indéterminé décrit par Mansuy étaient la première figuration d'exosquelette d'un galéaspide [probablement *Bannhuanaspis* Janvier, Tong-Dzuy Thanh *et* Ta Hoa Phuong, 1993 ou une forme proche], avant l'identification de ce groupe par Liu en 1965.

Hormis cette erreur de datation, qui reste sans autre explication qu'une « pollution » volontaire, les nouvelles recherches de terrain confirment pleinement la succession des terrains paléozoïques décrite par Deprat. Sur ce point, sa description lithostratigraphique est loin d'être « un pur roman » (Lantenois 1928). Les termes de Si Ka, Bac Bun, Mia Lé désignent encore actuellement des formations dans la terminologie stratigraphique régionale et la coupe de Lung Cô-Mia Lé est la coupe-type de ces trois formations. Les âges de toutes les subdivisions stratigraphiques proposées par Deprat ont été modifiés en fonction des progrès de la paléontologie et de la biostratigraphie. Il est maintenant clair que la plus ancienne des formations dévoniennes du Bac Bo oriental, la Formation de Sī Ka est toujours en discordance sur les niveaux plus anciens et que les fossiles (essentiellement des vertébrés) que l'on y trouve sont tous lochkoviens. Toutes les autres formations reconnues par Deprat dans cette coupe sont maintenant reconnues comme d'âge dévonien. Une collection assez riche de brachiopodes, poissons, bivalves, tentaculites et plantes de cette coupe a été récoltée en 1993 par l'un de nous (T. H. P.) en collaboration avec ses

étudiants : Dong Quang Thanh et Cao Trong Bao. Les fossiles mentionnés dans cet article ont été déterminés par Dzuong Xuan Hao (brachiopodes), P. Janvier (vertébrés), Dang Tran Huyên (bivalves), Nguyên Duc Khoa (rugueux), Pham Kim Ngan (trilobites) et Ta Hoa Phuong (tentaculites). Selon Cai Chong-Yang (Nanjing), les restes de plantes sont très mal conservés et ne peuvent être identifiés.

La coupe de Lung Cô-Mia Lé se trouve le long du sentier reliant les villages de Lung Cô et Mia Lé, dans la région de Dong Van (province de Hà Giang), près de la frontière sino-vietnamienne (Fig. 1). Dans cette coupe, le Dévonien inférieur repose en discordance sur les calcaires gris rosâtre de la Formation de Lut Xia (Ordovicien). Les formations dévoniennes se succèdent en concordance avec, de la plus ancienne à la plus récente, les formations de Si Ka, Bac Bun, Mia Lé, Na Quan (Fig. 2).

FORMATION DE SI KA

Cette formation est à l'origine de la « Série de Si-ka » proposée par Deprat (1915) et affleure le long du sentier de Lung Cô à Si Ka, juste avant le Công Troi (« col de Si Ka »). Elle repose en discordance sur la Formation de Lut Xia et se caractérise par une série de calcschistes très bariolés (rouges, lie-de-vin, verts, jaunes), avec quelques intercalations de bancs de calcaires gris à gris rosâtre. On peut y distinguer quatre membres qui se succèdent en concordance avec, du plus ancien au plus récent :

1. Des calcschistes, des marnes rouges, lie-de-vin à verdâtres avec, à leur base, une couche de 10 à 15 cm de grès calcareux à gros grains. L'épaisseur totale de ce membre est de 175 m.

2. Des grès et des siltstones avec des intercalations de schistes et de calcschistes (250 m), contenant des restes de gastropodes, de bivalves, d'ostracodes, de crustacés (phyllocarides), de vertébrés (niveaux L1.9-10), ainsi que quelques restes de plantes indéterminées.

3. Des calcaires gris sombre, finement stratifiés, avec des intercalations de siltstones et de schistes gris, gris verdâtre et lie-de-vin (175 m).

4. Des siltstones avec des intercalations de quelques couches de calcschistes gris verdâtre, bruns et lie-de-vin (225 m).

FORMATION DE BAC BUN

Cette formation est à l'origine de la « Série de Bac-boun » de Deprat (1915). D'après cet auteur, elle est essentiellement gréseuse et schisteuse, et bariolée, rouge, jaune ou verdâtre. Près du village de Si Ka, Deprat y a trouvé le bivalve *Goniophora* sp. et « de grandes plaques de poissons ostracodermes brisées et qu'on ne peut faire que citer » (Deprat 1915).

Selon notre étude de terrain de 1993, on peut y distinguer trois membres :

1. Des schistes argileux et des calcschistes gris sombre, prenant une teinte rosâtre à brun clair par altération (130 m). Ils ont livré une faune comprenant des débris de plantes indéterminables, des crustacés (phyllocarides), le brachiopode *Howittia wangi* (Hou), le bivalve *Goniophora* sp. et des restes de vertébrés (niveau L3.4). Le brachiopode *Howittia wangi*, fossile-guide de la Formation de Bac Bun dans le Bac Bo oriental (nord-est du Viêt Nam), est ici découvert pour la première fois dans le stratotype de cette formation.

2. Des siltstones gris prenant une teinte brun jaunâtre par altération (100 m) et contenant de très abondants restes de vertébrés (niveaux L3.5, L8.6 ; l'échantillon du niveau L8.6 a été récolté hors coupe, mais à peu de distance de celle-ci).

3. Des schistes gris verdâtre prenant une teinte bariolée (rouge, jaune, rose, verte, blanche) par altération (70 m) et contenant des fragments de vertébrés (L4.1).

FORMATION DE MIA LÉ

Cette formation, qui est à l'origine de la « Série de Mie-lé » de Deprat (1915), affleure sur le sentier de Si Ka à Mia Lé. D'après la description de Deprat, le membre inférieur de cette « série » se caractérise par des schistes et grès micacés sans fossiles (250 m), tandis que le membre supérieur consiste en des schistes argileux rouges et jaunes, très tendres et contenant une faune assez riche : *Proetus* sp., *Spirifer tonkinensis* Mansuy (= *Euryspirifer tonkinensis*), *Spirifer dongvanensis* Mansuy, *Strophonema* sp., *Dinorthis annamitica* Mansuy (= *Dicoelostrophia annamitica*), *Pterinaea mieleensis* Mansuy, *Fenestrella* sp. (Deprat 1915).

Notre étude a mis en évidence la séquence suivante :

1. Des siltstones gris verdâtre avec des interca-

lations de schistes argileux et de marnes (50 m), contenant les brachiopodes *Euryspirifer tonkinensis* (Mansuy) et *E.* sp. aff. *E. parasensis* (Mansuy), ainsi que des restes de vertébrés (niveaux L3.6, L5.1).

2. Des schistes argileux, des marnes avec quelques lentilles de calcaires marneux dans la partie supérieure (450 m). Ils ont livré des restes de vertébrés et une faune d'invertébrés très abondante comprenant :

– brachiopodes : *Euryspirifer tonkinensis* (Mansuy), *Dicoelostrophia annamitica* (Mansuy), *Atrypa* sp. aff. *A. reticularis* L., *Elymospirifer kwangsiensis* (Hou), *Howellella crispa* Hisinger, *Schellwienella* sp. cf. *S. douvillei* (Mansuy), *S. lantenoisi* (Mansuy), *Athyris? tiaomachiensis* Tien, *Parachonetes zeili* (Mansuy), *Undispirifer* sp. aff. *U. pseudoaculiatus* Rzonsnickaja, *Hysterolites* sp. ;
– rugueux : *Hardophyllum? brancai* (Frech) ;
– bryozoaires : *Fenestrella* sp. ;
– bivalves : *Pterinea mieleensis* Mansuy ;
– trilobites : *Proetus*.

FORMATION DE NA QUAN

La partie supérieure de la coupe de Lung Cô-Mia Lé est représentée par la Formation de Na Quan, définie par Pham Dinh Long (1973) dans la région de Ha Lang (province de Cao Bang, Bac Bo oriental). Elle comprend des calcaires à phtanites avec intercalations de calcaires marneux, des marnes gris sombre et un membre schisteux à sa base. Cette formation forme une petite colline à l'ouest du village de Mia Lé. Elle a livré des tentaculites d'âge emsien (des zones à *zlichovensis* et *barrandei*) : *Nowakia* sp. aff. *N. zlichovensis* Boucek, *N. praecursor* Boucek, *N. barrandei* Boucek *et* Prantl, et *Homoctenus* sp., découverts pour la première fois dans cette coupe.

FIG. 3. — Placodermi et Sarcopterygii, Formation de Si Ka, Lochkovien, coupe de Lung Cô-Mia Lé (niveau L1.10), Dong Van, province de Hà Giang, Viêt Nam : **A**, *Yunnanolepis* sp., plaque AVL gauche (CS02y) ; **B**, Yunnanolepidoidei gen. et sp. indet., plaque AVL gauche (CS02za) ; **C**, Placodermi gen. et sp. indet., plaque spinale indéterminée avec fragment de plaque AVL, probablement d'un arthrodire phlyctaeniide (CS02x) ; **D**, Sarcopterygii gen. et sp. indet., écaille isolée en vue externe (CS02zb). Échelles : A-C, 10 mm ; D, 5 mm.

ÉTUDE SYSTÉMATIQUE DES VERTÉBRÉS

Parmi les restes de vertébrés récoltés, avec une abondance très variable, dans cette section, on retrouve certains des taxons (par ex. yunnanolépidoïdes) déjà connus, en particulier dans la Formation de Bac Bun (Tong-Dzuy Thanh & Janvier 1990, 1995) et qui appartiennent clairement à la faune de type « sud-chinois », décrite initialement au Yunnan oriental. En revanche, les niveaux schisteux des formations de Bac Bun et de Mia Lé livrent des formes qui sont nouvelles, non seulement pour le Dévonien du Viêt Nam, mais aussi pour l'ensemble de cette province fau-

nique « sud-chinoise ». C'est surtout le cas des restes de pétalichthyides décrits ci-dessous, qui sont nettement différents des formes connues de ce groupe tant en Chine que dans le reste du monde.

VERTÉBRÉS DE LA FORMATION DE SI KA
Le Membre 2 de cette formation a livré quelques restes de vertébrés assez mal conservés et très déformés. On y reconnaît deux plaques spinales ornées de rangées de gros tubercules et associées à une partie de la plaque antéro-ventrolatérale (CS02x ; Fig. 3C). Il pourrait s'agir d'un arthrodire phlyctaeniide. Deux plaques antéro-ventrolatérales de yunnanolépidoïde assez grandes semblent pouvoir être attribuées au genre *Yunnanolepis* Liu, 1963 (Fig. 3A, B). Une grande écaille arrondie ornées de rides de dentines convergentes appartient à un sarcoptérygien, probablement un youngolépididé, mais différent de *Youngolepis* Chang *et* Yu, 1981 (Fig. 3D).

VERTÉBRÉS DE LA FORMATION DE BAC BUN
Ces niveaux sont les plus riches en restes de vertébrés relativement complets. On y note une grande abondance d'une ou de plusieurs espèces de pétalichthyides, qui semblent être les mêmes que dans les niveaux schisteux de la Formation de Mia Lé sus-jacente.



FIG. 4. — *Tongdzuylepis vietnamensis* n.g., n.sp., Formation de Bac Bun, Lochkovien supérieur, coupe de Lung Cô-Mia Lé (niveau L8.6), Dong Van, province de Hà Giang, Viêt Nam. Fragment latéral gauche du toit crânien en vue dorsale (holotype, CS02a). Photographie en immersion. Échelle : 5 mm.

Classe PLACODERMI McCoy, 1848
Ordre PETALICHTHYIDA Jaekel, 1911
Famille MACROPETALICHTHYIDAE ?
Eastman, 1898

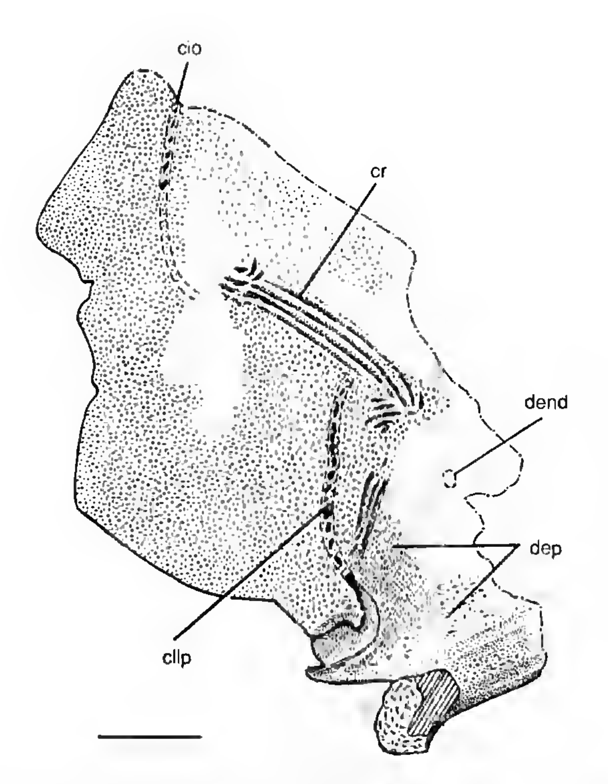
Tongdzuylepis n.g.

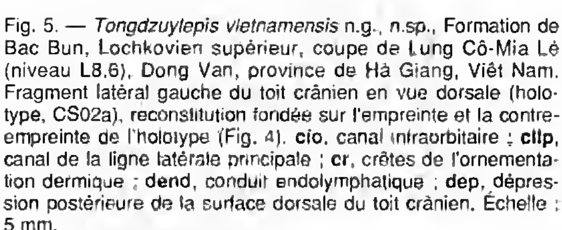
ESPÈCE-TYPE. — *Tongdzuylepis vietnamensis* n.sp.

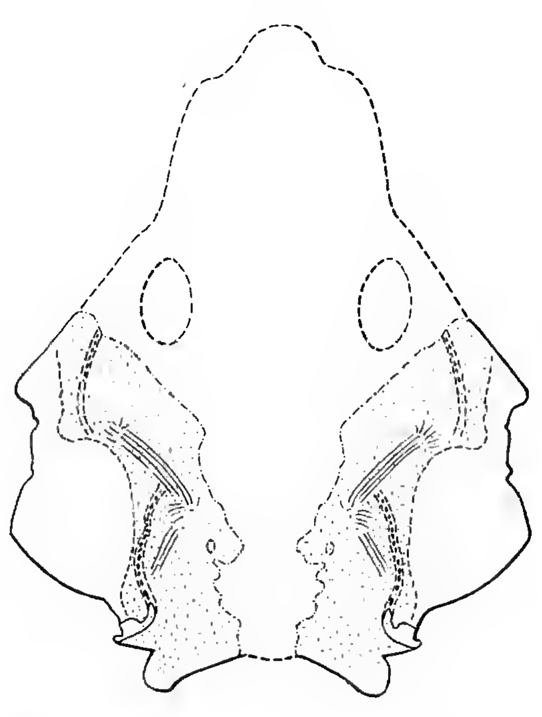
ÉTYMOLOGIE. — Genre dédié au Professeur Tong-Dzuy Thanh, Université du Viêt Nam à Hanoï.

DIAGNOSE. — La même que pour l'espèce-type (par monotypie).

REMARQUES
Tongdzuylepis diffère à la fois des quasipétalichthyidés du Dévonien de Chine (Liu 1991 ; Zhu 1991) et des macropétalichthyidés ubiquistes par sa curieuse association de deux types d'ornementation des os dermiques. Toutefois, par plusieurs caractères, ce genre s'apparente plus aux macropétalichthyidés qu'aux quasipétalichthyidés. En effet, les plaques antérolatérales sont hautes et courtes, avec une lame postbranchiale très inclinée (Fig. 7). La plaque spinale est longue, effilée, avec de grands denticules médiaux (Fig. 9C), et la partie postérieure du toit crânien semble avoir été relativement étroite, avec des bords latéraux divergents vers l'avant.




Fig. 5. — *Tongdzuylepis vietnamensis* n.g., n.sp., Formation de Bac Bun, Lochkovien supérieur, coupe de Lung Cô-Mia Lé (niveau L8.6), Dong Van, province de Hà Giang, Viêt Nam. Fragment latéral gauche du toit crânien en vue dorsale (holotype, CS02a), reconstitution fondée sur l'empreinte et la contre-empreinte de l'holotype (Fig. 4). **cio**, canal infraorbitaire ; **cllp**, canal de la ligne latérale principale ; **cr**, crêtes de l'ornementation dermique ; **dend**, conduit endolymphatique ; **dep**, dépression postérieure de la surface dorsale du toit crânien. Échelle : 5 mm.


Fig. 6. — *Tongdzuylepis vietnamensis* n.g., n.sp., Formation de Bac Bun, Lochkovien supérieur, coupe de Lung Cô-Mia Lé (niveau L8.6, échantillon hors coupe), Dong Van, province de Hà Giang, Viêt Nam. Essai de reconstitution du toit crânien, fondé sur l'holotype (Figs 4, 5) et le contour du toit crânien d'un macropétalichthyidé. Surface dorsale du neurocrâne en grisé.

Tongdzuylepis vietnamensis n.sp. (Figs 4-10)

Holotype. — Partie postéro-latérale gauche d'un toit crânien (CS02a, Fig. 4).

Localité-type. — Coupe de Lung Cô-Mia Lé, district de Dong Van, province de Hà Giang, Viêt Nam. Spécimen récolté hors coupe (L8.6).

Niveau-type. — Dévonien inférieur, Lochkovien supérieur, Formation de Bac Bun, Membre 2.

Étymologie. — Du Viêt Nam.

Matériel. — Plaque AL gauche (CS02b, Fig. 7A) ; plaque AL gauche incomplète (CS02c, Fig. 7B) ; plaque spinale (CS02e, Fig. 9C) ; grande écaille médiane dorsale (CS02k, Fig. 9A) ; plaque marginale ? (CS02m, Fig. 9B) ; plaques indéterminées (CS02d, Fig. 8 ; CS02h, Fig. 10C ; CS02j, Fig. 10A ; CS02i, Fig. 10B) ; nombreux fragments de plaques indéterminées.

Diagnose. — Petalichthyida présentant une ornementation essentiellement tuberculée, mais en partie constituée de rides parallèles sur le toit crânien. La surface externe de la plaque paranuchale postérieure présente une concavité dépourvue d'ornementation.

Description

L'holotype de *T. vietnamensis* est un fragment de toit crânien, montrant une partie de l'empreinte de sa surface interne (Fig. 4). On y distingue deux canaux sensoriels (interprétés comme le sillon de la ligne latérale principale et de sa branche infraorbitaire ; cllp, cio, Fig. 5) s'ouvrant vers l'extérieur par de larges pores. Ce caractère est, chez les placodermes, unique aux pétalichthyides et aux ptyctodontes. Au niveau du bord postérolatéral de la plaque paranuchale postérieure, le canal de la ligne latérale principale

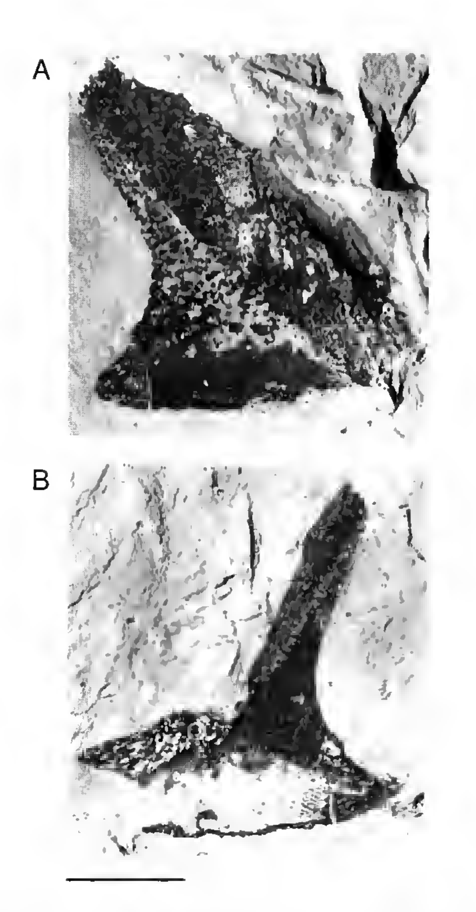


FIG. 7. — *Tongdzuylepis vietnamensis* n.g., n.sp., Formation de Bac Bun, Lochkovien supérieur, coupe de Lung Cô-Mia Lé (niveau L8.6, échantillon hors coupe), Dong Van, province de Hà Giang, Viêt Nam ; **A**, plaque antérolatérale gauche en vue interne (CS02b) ; **B**, plaque antérolatérale gauche incomplète en vue externe (CS02c). Photographie en immersion. Échelle : 5 mm.



FIG. 8. — *Tongdzuylepis vietnamensis* n.g., n.sp., Formation de Bac Bun, Lochkovien supérieur, coupe de Lung Cô-Mia Lé (niveau L8.6, échantillon hors coupe), Dong Van, province de Hà Giang, Viêt Nam. Plaque thoracique indéterminée portant une ornementation mixte de gros tubercules en cuiller et de petits tubercules arrondis (CS02d). Échelle : 5 mm.

se recourbe latéralement pour s'ouvrir par un large sillon. Aucune suture entre les plaques n'est visible, mais il est probable que ce fragment de toit crânien comprend au moins les plaques paranuchales postérieure et antérieure, ainsi que les plaques marginale et centrale. L'essentiel de l'ornementation est constitué de très petits tubercules, mais au niveau des plaques para-nuchales, elle se transforme en deux faisceaux de rides parallèles, avec quelques petites rides secondaires au niveau de leurs extrémités (cr, Fig. 5). Le caractère le plus surprenant de cette forme est une dépression très marquée de la surface postérieure de la plaque paranuchale postérieure (dep, Fig. 5). Cette dépression, pratiquement dépourvue d'ornementation et dont la surface est spongieuse, s'étend en avant de l'épaississement nuchal postérieur de la plaque. Il faut toutefois noter que, chez la plupart des macropétalichthyidés, cette région du toit crânien est marquée par une légère dépression, de part et d'autre du bombement nuchal médian, toujours ornementée (Young 1978, fig. 2A). Il ne fait aucun doute que, chez *T. vietnamensis*, cette dépression profonde est bien située sur la surface externe du toit crânien, car vers l'arrière sa surface devient progressivement ornementée. Une partie du moulage naturel de la surface interne de ce toit crânien est visible aux endroits où manque l'os dermique. On y reconnaît le contour de la surface de contact avec le neurocrâne (marquée par un réseau de sillons vasculaires) et l'ouverture interne du conduit endolymphatique dermique (dend, Fig. 5). Le contour de la surface dorsale du neurocrâne montre le processus postorbitaire postérieur et la limite antérieure de la fosse cucullaire (Fig. 6) et correspond parfaitement à celui de la région postérolatérale du neurocrâne

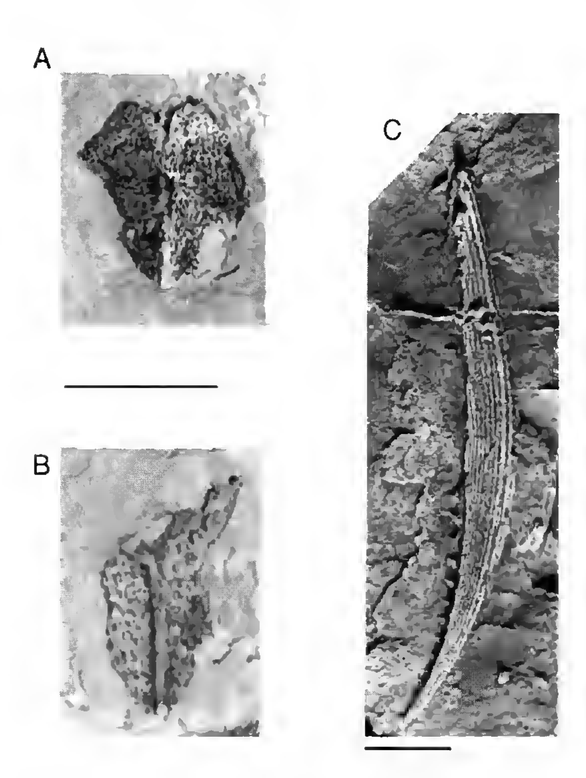


Fig. 9. — *Tongdzuylepis vietnamensis* n.g., n.sp., Formation de Bac Bun, Lochkovien supérieur, coupe de Lung Cô-Mia Lé (niveau L8.6, échantillon hors coupe), Dong Van, province de Hà Giang, Viêt Nam ; **A**, écusson médian dorsal en vue externe (CS02k, photographie en immersion) ; **B**, plaque du toit crânien (? marginale) présentant un canal sensoriel bifurqué (CS02m, photographie en immersion) ; **C**, plaque spinale en vue dorsale (CS02e). Échelles : 5 mm.

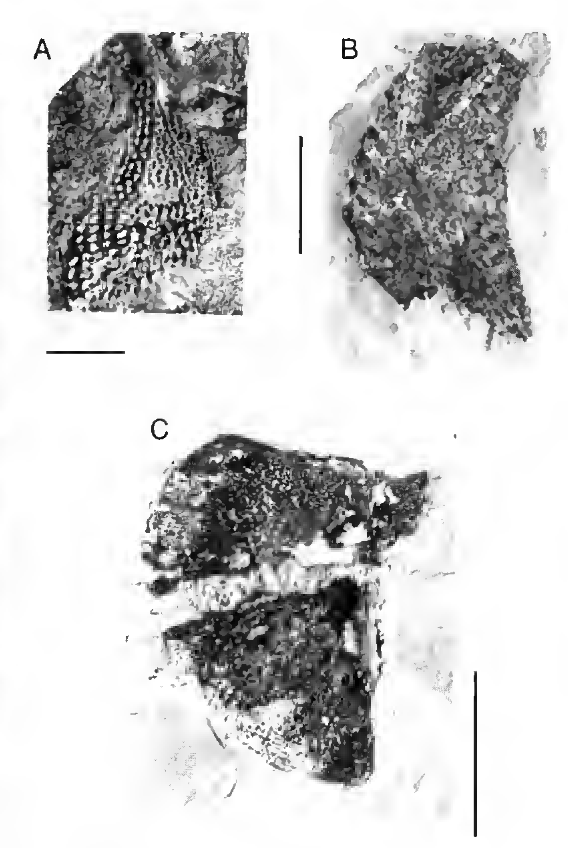


Fig. 10. — *Tongdzuylepis vietnamensis* ? n.g., n.sp., Formation de Bac Bun, Lochkovien supérieur, coupe de Lung Cô-Mia Lé (niveau L8.6, échantillon hors coupe), Dong Van, province de Hà Giang, Viêt Nam ; **A**, plaque indéterminée en vue externe (CSO2j) ; **B**, plaque indéterminée en vue externe (CS02i) ; **C**, plaque thoracique indéterminée (? PVL) en vue interne (CSO2h, photographie en immersion). Échelles : 5 mm.

de *Macropetalichthys* Norwood *et* Owen, 1846 et *Wijdeaspis* Obruchev, 1964 (Stensiö 1969 ; Young 1978), mais il semble que la surface de la fosse cucullaire était recouverte d'une lame endosquelettique, au contraire de celle de *Macropetalichthys*.

Toutes les autres plaques attribuables à un petalichthyide, et très vraisemblablement à cette espèce, sont également caractérisées par leur ornementation tuberculée extrêmement variable d'une région à l'autre, allant de tubercules très petits à d'autres dix fois plus gros (Figs 7, 8). Certains tubercules sont spiniformes, ou en forme de cuiller, et ont tous la même orientation. La plaque spinale (Fig. 9C) est particulièrement longue et fine ; elle est ornée de côtes lisses et porte de grands denticules médiaux et une série de petits denticules latéraux fortement recourbés vers l'arrière. Elle est d'un type assez général pour les macropétalichthyidés, mais diffère de la spinale de *Wijdeaspis* ou *Lunaspis* Gross, 1961 par sa partie proximale plus étroite.

Par la morphologie générale de la partie postérieure de son toit crânien et de ses plaques thoraciques, *T. vietnamensis* diffère donc nettement des quasipétalichthyidés et présente la plupart des caractères rencontrés chez les macropétalichthyidés au sens large (Zhu & Wang 1996 ; soit : *Macropetalichthys*, *Ellopetalichthys* Ørvig, 1957, *Epipetalichthys* Stensiö, 1925, *Xinanpetalichthys* Pan *et* Wang, 1978, *Wijdeaspis*, *Shearsbyaspis* Young, 1985, *Lunaspis*, *Notopetalichthys* Woodward, 1941, *Sinopetalichthys* Liu, 1973, *Holopetalichthys* Zhu *et* Wang, 1998 et

Guangxipetalichthys Ji *et* Pan, 1998). Ces caractères sont principalement le plan d'organisation des canaux sensoriels (*pit-line* postérieure transversale ou antéro-médiale) et la tendance à une ornementation de rides parallèles. Le principal caractère du groupe, soit l'inclusion des orbites dans le toit crânien, n'est toutefois pas observable sur ce matériel.

Ordre ANTIARCHA Cope, 1885
Fam. indet.
Genre *Minicrania* Zhu *et* Janvier, 1996

Minicrania sp.
(Fig. 11)

La présence d'antiarches dans cette faune est attestée par une cuirasse thoracique de très petite taille, complète, mais très fortement écrasée, ainsi que par un toit crânien incomplet (Fig. 11A). Ce toit crânien, qui ne présente aucune suture, montre la partie postérolatérale de la dépression préorbitaire (dpro, Fig. 11A). Celle-ci est très vaste et entoure la fenêtre orbitopinéale. Elle est limitée postérieurement par une crête saillante qui se prolonge au niveau de la région postpinéale. Par ces caractères, ce toit crânien ressemble beaucoup à celui de *Minicrania lirouyii* Zhu *et* Janvier, 1996, du Lochkovien du Yunnan (Zhu & Janvier 1996, fig. 4). La cuirasse thoracique ne montre aucune limite de plaques et son ornementation consiste en petits tubercules uniformément répartis, au moins sur sa face dorsale. La région branchiale n'est pas conservée, mais sa partie antérieure montre une importante crête transversale interne. Par sa petite taille et la cohésion de ses plaques, cette cuirasse évoque également *Minicrania*, mais aussi *Songdalepis* Janvier, Pham Kim Ngan *et* Ta Hoa Phuong, 1996, du Lochkovien du bas Song Da au Viêt Nam (Janvier *et al.* 1996). Un petit élément allongé, orné de rangées de fins tubercules et présentant une extrémité arrondie (Fig. 11B) semble être une nageoire pectorale d'antiarche, dont la taille s'accorde avec celle du matériel de *Minicrania*. Aucune articulation n'y est visible et il est difficile de savoir s'il s'agit d'une nageoire non articulée ou seulement de la partie proximale d'une nageoire,

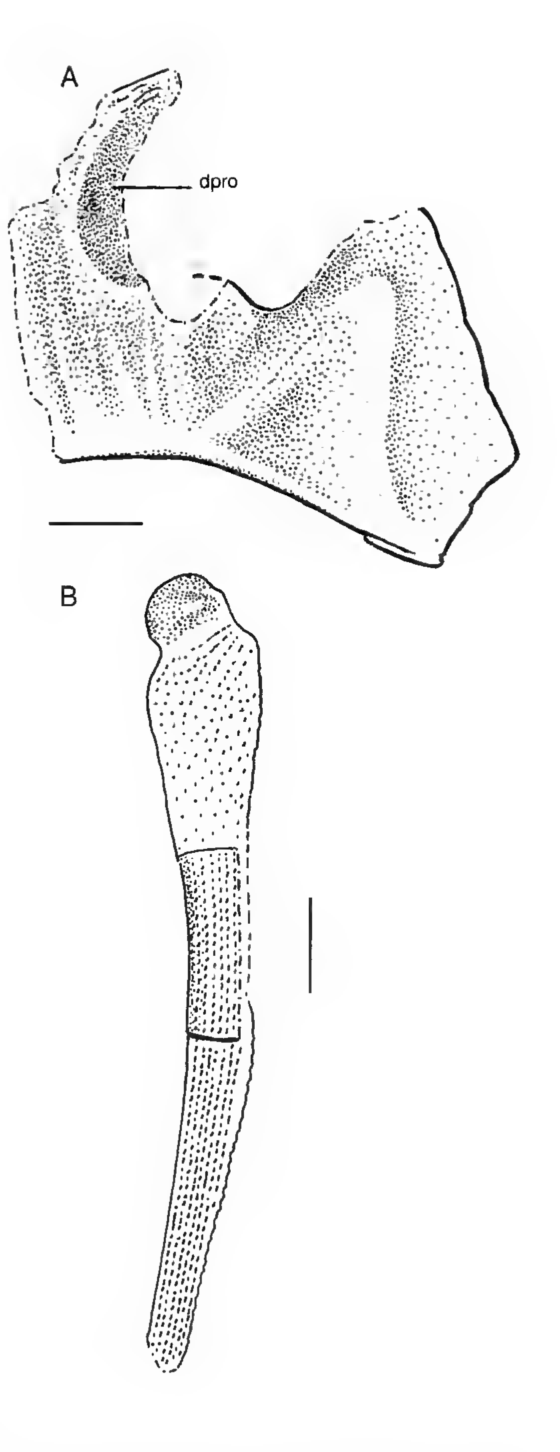


FIG. 11. — *Minicrania* sp., Formation de Bac Bun, Lochkovien supérieur, coupe de Lung Cô-Mia Lé (niveau L8.6, échantillon hors coupe), Dong Van, province de Hà Giang, Viêt Nam ; **A**, toit crânien incomplet en vue dorsale (CS02p) ; **B**, ? nageoire pectorale incomplète (CS02n). **dpro**, fosse préorbitaire. Échelles : 1 mm.

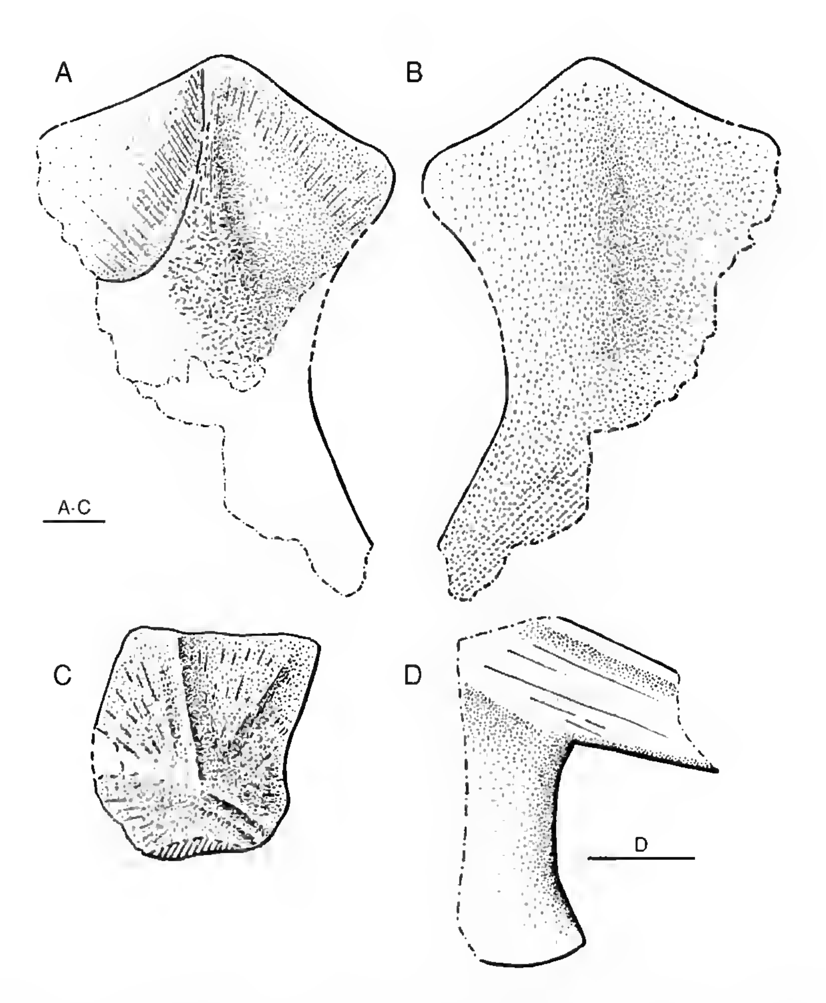


Fig. 12. — Petalichthyida, Formation de Bac Bun, Lochkovien supérieur, coupe de Lung Cô-Mia Lé (niveau L8.6, échantillon hors coupe), Dong Van, province de Hà Giang, Viêt Nam ; **A**, **B**, Petalichthyida gen. et sp. indet., plaque présumée AL en vue interne (A) et externe (B) (CS02o) ; **C**, plaque indéterminée en vue externe (CS02p) ; **D**, *Tongdzuylepis vietnamensis* ? n.g., n.sp., plaques spinale et antéro-ventrolatérale incomplètes en vue ventrale (CS02t). Échelles : 5 mm.

la nageoire pectorale de *Minicrania lirouyii* étant encore inconnue (Zhu & Janvier 1996).

PLACODERMI gen. et sp. indet. (Figs 12-14)

Les schistes verdâtres du Membre 2 de la Formation de Bac Bun ont également livré un grand nombre de plaques de placodermes isolées, dont certaines pourraient appartenir à *T. vietnamensis* en raison de leur ornementation. Malheureusement, elles sont difficilement déterminables, faute d'une description anatomique détaillée du squelette dermique des macropétalichthyidés (à l'exception de *Lunaspis* Gross, 1961). D'autres plaques, pour la plupart de très petites dimensions et vraisemblablement d'individus juvéniles, présentent une ornementation et une morphologie qui ne s'accordent guère avec celles qui sont attribuées à *T. vietnamensis*.

Un ensemble de plaques incomplètes, conservées sur le même bloc, présente une ornementation tuberculée variable, allant de gros tubercules espacés à des tubercules très fins, disposés en rangées. L'une de ces plaques présente sur sa face interne (Fig. 12A) une surface de recouvrement qui évoque celle d'une plaque dorsolatérale anté-

rieure (ADL) sur la plaque antéro-latérale (AL). Il pourrait donc s'agir d'une plaque AL, mais sa morphologie est très différente de celle de *T. vietnamensis* et des pétalichthyides en général ; cependant elle est remarquablement mince, comme le sont toutes les autres plaques de pétalichthyides de ce gisement et son ornementation externe consiste en de très petits tubercules, parfois alignés, qui évoquent ceux de *T. vietnamensis*. De même, un fragment de plaque adjacent (Fig. 12C) pourrait être une plaque ADL, avec un large canal pour la ligne latérale principale et une partie de la région articulaire. Sur le même bloc, plusieurs fragments de plaques indéterminées (Fig. 13) diffèrent des précédentes par leur ornementation de gros tubercules espacés et, surtout, leur plus grande épaisseur. L'une d'elles présente une longue surface de recouvrement qui évoque plus celles des arthrodires brachythoracides, en particulier celles des plaques crâniennes des homostiides (v. par exemple Heintz 1934 ; Lelièvre 1984).

Encore plus délicate est l'interprétation de plaques généralement petites et extrêmement fines, présentant une ornementation vermiculée ou de cupules alignées. L'une d'elles (Fig. 14A) présente une lame antérieure crescentiforme ornée de très petits tubercules et évoque la lame postbranchiale d'une plaque AL. Bien que cette ornementation de cupules évoque celle des ptyctodontes, aucune espèce de ce groupe ne possède une plaque AL de ce type. La présence de ptyctodontes dans ce gisement pourrait cependant être indiquée par une curieuse épine trapue et ornementée de rangées de tubercules (Fig. 14C), qui évoque l'épine médiane dorsale de certaines formes de ce groupe. Certains os isolés présentant ce même type d'ornementation en cupule sont traversés par de larges canaux sensoriels clos, ce qui semble conforter l'hypothèse qu'il s'agit soit de pétalichthyides, soit de ptyctodontes.

Une très petite plaque (Fig. 14B), exposée en vue interne, présente une ornementation de rides radiaires et une angulation très marquée qui évoque les antiarches. Sa légère dissymétrie exclut une plaque médiane dorsale, et il pourrait s'agir d'une plaque ADL, comme semble l'indiquer la présence d'une paroi antérieure creusée d'une fosse.

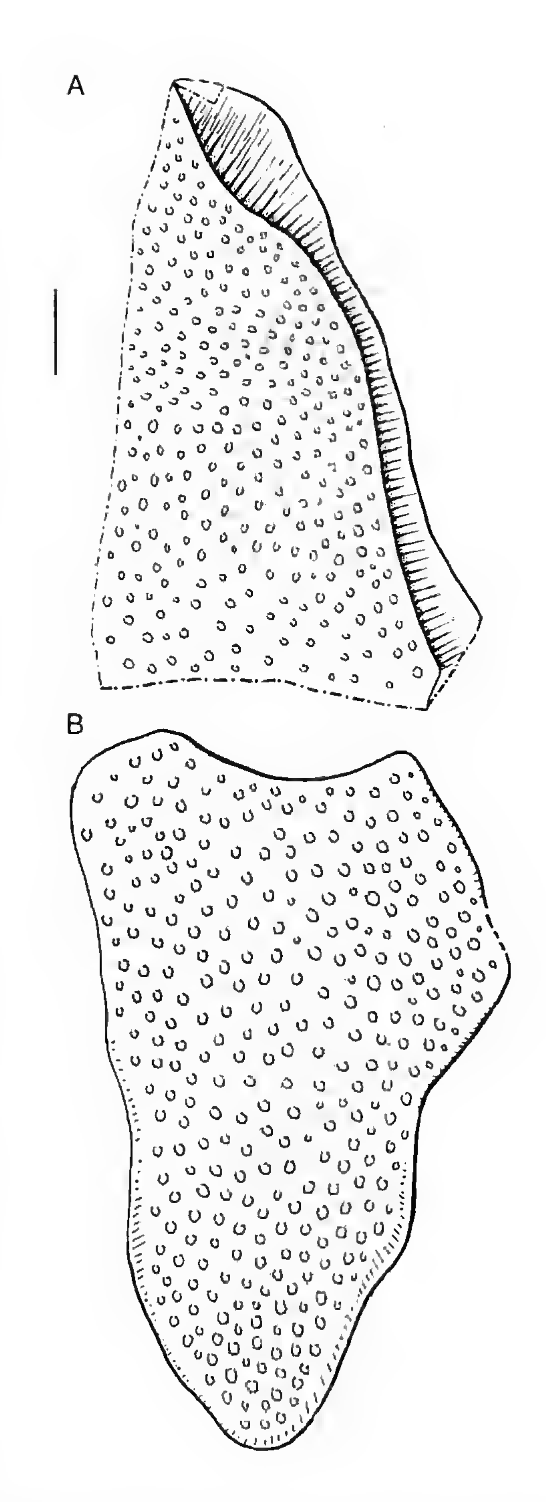
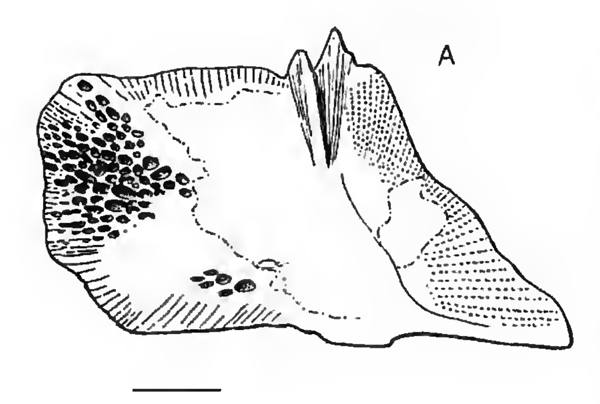
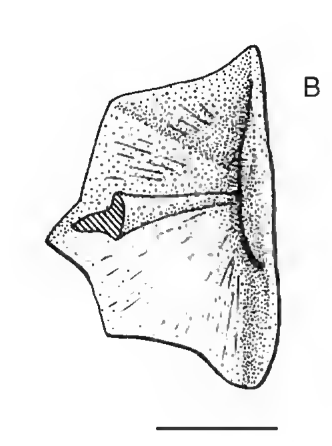


FIG. 13. — Arthrodira, Brachythoraci ? n.g., n.sp., Formation de Bac Bun, Lochkovien supérieur, coupe de Lung Cô-Mia Lé (niveau L8.6, échantillon hors coupe). Dong Van, province de Hà Giang, Viêt Nam ; **A**, fragment de plaque centrale ? (CS02r) ; **B**, plaque indéterminée (CS02s). Échelle : 5 mm.





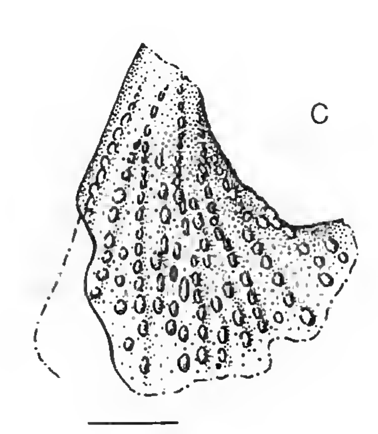


FIG. 14. — Placodermi, Formation de Bac Bun, Lochkovien supérieur, coupe de Lung Cô-Mia Lé (niveau L8.6, échantillon hors coupe), Dong Van, province de Hà Giang, Viêt Nam ; **A**, Placodermi gen. et sp. indet., plaque antérolatérale droite en vue externe (CS02f) ; **B**, Antiarcha ? gen. et sp. indet., plaque antéro-dorsolatérale en vue interne (CS02w) ; **C**, Ptyctodontida ? gen. et sp. indet., plaque spinale ou médiane dorsale (CS02v). Échelles : 1 mm.

Cet assemblage de vertébrés de la Formation de Bac Bun, comme celui, très voisin que l'on retrouve dans les niveaux schisteux de la Formation de Mia Lé, est donc particulièrement déroutant par le grand nombre d'éléments squelettiques qui, bien qu'intégralement conservés, avec des surfaces de recouvrement et des limites naturelles, ne peuvent être que difficilement rapportés à un groupe de placodermes connu. La raison de cette incertitude est probablement qu'il s'agit d'individus juvéniles, mais surtout qu'il s'agit d'éléments très fragiles, donc non conservés dans d'autres gisements aux conditions de dépôt de plus forte énergie, notamment en Chine.

Cette faune diffère nettement de celle des gisements à vertébrés de la Formation de Bac Bun du Bac Bo oriental (provinces de Lang Son et Thái Nguyên) par l'absence de sarcoptérygiens (notamment de *Youngolepis*), ainsi que par la rareté des Antiarches. Il est probable que cette différence correspond à des conditions de milieu différentes et plus franchement marines dans la province de Hà Giang.

Ces niveaux à vertébrés des schistes verdâtres contiennent également quelques restes d'arthropodes, en particulier des phyllocarides, mais aussi des fragments de cuticule d'euryptérides. Quelques brachiopodes inarticulés sont également présents, le plus souvent sous la forme de débris.

VERTÉBRÉS DE LA FORMATION DE MIA LÉ

Les vertébrés de la Formation de Mia Lé sont principalement conservés dans les schistes argileux verdâtres extrêmement fins des Membres 1 et 2 (Fig. 2). La plupart des spécimens sont des plaques isolées de petite taille et d'une extrême finesse (probablement d'individus juvéniles). Celles-ci, du reste, doivent leur conservation à la faible énergie de leur milieu de dépôt.

Ordre GALEASPIDA Halstead Tarlo, 1967

GALEASPIDA gen. et sp. indet.
(Fig. 15A)

Le seul fragment de galéaspide reconnu dans cette coupe provient du second membre de la

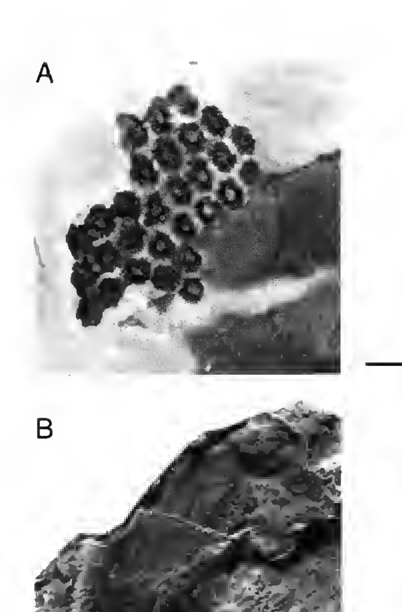


FIG. 15. — Placodermi et Galeaspida, Formation de Mia Lé, Praguien, coupe de Lung Cô-Mia Lé (niveau L6.4), Dong Van, province de Hà Giang, Viêt Nam ; **A**, Galeaspida gen. et sp. indet., fragment de bouclier en vue basale (CS02m, photographie en immersion) ; **B**, Placodermi gen. et sp. indet., plaque spinale indéterminée, probablement d'un Pétalichthyide (CS02y). Échelles : A, 1 mm ; B, 10 mm.

Formation de Mia Lé (L6.4). Il s'agit d'un ensemble de quelques unités dermiques d'assez grande taille (Fig. 15A). C'est également la première découverte de restes de galéaspides dans la Formation de Mia Lé. Ce spécimen est indéterminable, mais sa structure permet d'exclure certains groupes de galéaspides, notamment les eugaléaspidiformes et huannanaspidiformes (*sensu* Janvier 1996). Il est néanmoins intéressant en raison de la rareté des Galéaspides postérieurs au Lochkovien supérieur. En Chine, la majorité des galéaspides décrits sont siluriens et lochkoviens. Seules quelques formes post-lochkoviennes sont bien datées, en particulier *Duyunolepis* Pan *et* Wang, 1982, *Paraduyunaspis* Pan *et* Wang, 1978 et *Neoduyunaspis* Pan *et* Wang, 1978 de la Formation de Shujiapin (Guizhou) et *Asiaspis* Pan, 1975 de la Formation de Nagaolin (Guangxi), qui sont associés avec *Euryspirifer tonkinensis* et datés du Praguien ou de l'Emsien inférieur (Pan & Dineley 1988). *Clarorbis* Pan *et* Ji, 1993, du Guangxi, est le seul galéaspide connu dans le Dévonien moyen (Pan & Ji 1993). Le plus récent galéaspide connu (et le seul du Dévonien supérieur) est une grande forme non nommée du Famennien du Groupe de Ningxia, en Chine du Nord (Pan 1987).

Classe PLACODERMI McCoy, 1848

PLACODERMI gen. et sp. indet.
(Fig. 15B)

Les niveaux de schistes verdâtres de la Formation de Mia Lé ont également livré de nombreux restes de placodermes qui semblent appartenir aux mêmes taxons que ceux des niveaux à vertébrés de la Formation de Bac Bun (pétalichthyides, antiarches et peut-être ptyctodontes). Une empreinte de grande plaque spinale ornée de fines rides et se prolongeant médialement par une plage finement tuberculée (Fig. 15B) pourrait être attribuée à un pétalichthyide, mais il s'agit probablement d'une forme différente de *Tongdzuylepis* n.g.

COMPLÉMENT À L'ÉTUDE DES VERTÉBRÉS DES FORMATIONS DE SI KA, BAC BUN ET KHAO LOC DU BAC BO

Depuis la parution des récentes publications sur les vertébrés des formations de Si Ka, Bac Bun et Khao Lôc des provinces de Thái Nguyên, Lang Son et Hà Giang (Tong-Dzuy Thanh & Janvier 1987, 1990, 1995 ; Janvier *et al.* 1993 ; Tong-Dzuy Thanh *et al.* 1995), des récoltes effectuées par les auteurs, ainsi que par Lê Van Giang (Service Géologique du Viêt Nam) ont permis la découverte de quelques formes nouvelles ou de matériel qui vient compléter les données antérieures. En outre, la préparation plus poussée de

certains spécimens des collections antérieures apporte également des données nouvelles. Nous avons donc jugé utile de publier ici ce matériel nouveau et ces données complémentaires. Le matériel nouveau concerne essentiellement deux gisements : la vallée de Tòng Vài, près de Quan Ba (province de Hà Giang) et le gisement de Ban Nhuân (district de Phu Luong, province de Thái Nguyên). La révision de matériel ancien et additionnel concerne les gisements de Trang Xa (province de Thái Nguyên) et Dông Mo (province de Lang Son).

TONG VÀI

Les gisements de vertébrés de la vallée de Tòng Vài, près de Quan Ba (province de Hà Giang) sont localisés en trois points d'affleurement de la base de la Formation de Khao Lôc, autour du village de Tòng Vài (coupe de Tòng Vài-Luông Khô ; v. carte de localisation *in* Tong-Dzuy Thanh *et al.* 1995) et à 500 m au sud de Tòng Vài, autour du hameau de Khao Lôc (coupes de Thuong Lâm et de Khao Lôc-Pak Xum). La base de la Formation de Khao Lôc était datée initialement du Lochkovien supérieur ou du Praguien inférieur. Comme nous le verrons plus loin, le nouveau matériel de vertébrés récolté dans ces niveaux suggère plutôt un âge lochkovien, et plus probablement lochkovien inférieur. La faune de ces gisements a été étudiée par Tong-Dzuy Thanh *et al.* (1995) qui y ont reconnu les formes suivantes :

GALEASPIDA
Polybranchiaspis liaojaoshanensis Liu, 1965

PLACODERMI
Acanthothoraci gen. et sp. indet. (probablement deux espèces)
Antiarcha gen. et sp. indet.

SARCOPTERYGII
Youngolepis praecursor Chang *et* Yu, 1981

Cette faune de vertébrés est associée à de nombreux ostracodes, quelques brachiopodes inarticulés et des bivalves indéterminés. Récemment des travaux de terrain effectués dans cette même région par l'un de nous (T. H. P, en collaboration avec Lê Van Giang, du Service Géologique du Viêt Nam) ont permis de découvrir, dans le même niveau de la Formation de Khao Lôc, un matériel complémentaire comprenant des formes qui n'avaient pas été identifiées dans les premières récoltes (Ta Hoa Phuong *et al.* 1996) et qui modifient quelque peu l'âge initialement attribué à ces niveaux.

Ordre GALEASPIDA Halstead Tarlo, 1967
Sous-ordre POLYBRANCHIASPIDIFORMES Liu, 1965
Genre *Laxaspis* Liu, 1975

Laxaspis yulongssus (Liu, 1975)
(Figs 16, 17A)

Polybranchiaspis yulongssus Liu, 1975 : 207, pl. 3, fig. 1.

Un bouclier céphalique pratiquement complet a été trouvé dans les schistes bitumineux de la Formation de Khao Lôc. Il s'agit d'une forme nettement différente de *Polybranchiaspis liaojaoshanensis* Liu, 1965 décrite précédemment dans ces mêmes niveaux (Tong-Dzuy *et al.* 1995), bien que sa morphologie générale soit de type « polybranchiaspiforme » (*sensu* Liu 1975). Cette espèce diffère de *P. liaojaoshanensis* par sa taille, très nettement plus grande, par son orifice médian dorsal circulaire, ses orbites plus rapprochées et, surtout, la structure de son système latéral qui est constitué de sillons sur la surface externe de l'exosquelette, au contraire de *P. liaojaoshanensis*, dont le système latéral est constitué de canaux clos (Tong-Dzuy *et al.* 1995). En outre, l'extrémité distale de ces sillons présente des ramifications nombreuses, qui s'anastomosent pour former un réseau à structure polygonale, les sillons secondaires passant entre les tubercules de l'ornementation (Fig. 16). Cette structure très particulière des sillons du système latéral a été décrite par Liu (1975) chez les genres *Laxaspis*, *Dongfangaspis* et *Cyclodiscaspis* du Groupe de Cuifengshan du Yunnan oriental et Pan (1992) a considéré ce caractère comme diagnostique de la famille des cyclodiscaspididés, dans laquelle il inclut ces trois genres, ainsi que *Damaspis* Wang *et* Wang, 1982. Le genre *Diandongaspis* Liu, 1975 est synonyme de

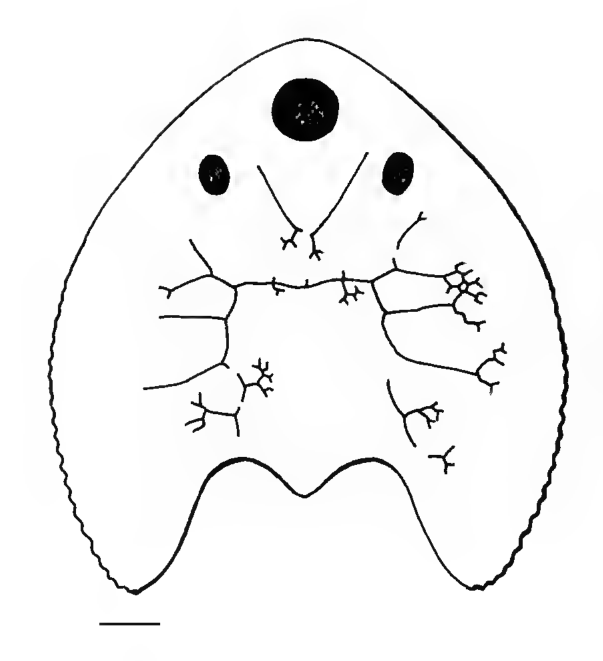


FIG. 16. — *Laxaspis yulongssus* (Liu), Formation de Khao Lôc, Lochkovien, coupe de Tòng Vài-Luông Khô, Tòng Vài, Quan Ba, province de Hà Giang, Viêt Nam. Répartition des sillons sensoriels sur la face dorsale du bouclier céphalique, fondée sur le spécimen CS03b (Fig. 16A). Échelle : 10 mm.

Laxaspis et l'espèce *Polybranchiaspis yulongssus* Liu, 1975 est à rapporter au genre *Laxaspis* (Pan 1992). Bien que son holotype (et seul spécimen décrit) soit assez mal conservé, *Laxaspis yulongssus* présente une ressemblance frappante avec ce spécimen de Tòng Vài, que nous rapportons donc à cette espèce. L'ornementation dermique de ce spécimen est très voisine de celle de *Polybranchiaspis liaojaoshanensis* (Tong-Dzuy *et al.* 1995, pl. 3, fig. 1a) et constituée de grands tubercules secondaires coniques, eux-mêmes ornés de petits tubercules primaires alignés. *L. yulongssus* n'est connu que dans la Formation de Xishancun du Groupe de Cuifengshan. C'est dans ce même membre que l'on rencontre l'antiarche *Minicrania lirouyii* Zhu *et* Janvier, 1996, ainsi que d'abondants restes de petits acanthothoracides (Zhu, comm. pers.) identiques à ceux décrits à Tòng Vài (Tong-Dzuy *et al.* 1995, fig. 6). Ceci suggère que la base de la Formation de Khao Lôc est à corréler avec la Formation de Xishancun, plutôt qu'avec celle de Xitun.

Genre *Polybranchiaspis* Liu, 1965

Polybranchiaspis liaojashanensis
Liu, 1965
(Fig. 17B)

De nombreux boucliers céphaliques de *P. liaojaoshanensis* se rencontrent également dans ces mêmes schistes bitumineux de la Formation de Khao Lôc et sont identiques à ceux décrits précédemment de Tòng Vài par Tong-Dzuy *et al.* (1995) ainsi qu'à ceux des formations Xishancun et de Xitun du Yunnan oriental.

Classe PLACODERMI McCoy, 1848
Ordre ANTIARCHA Cope, 1885
Fam. indet.

Genre *Minicrania* Zhu *et* Janvier, 1996

La cuirasse thoracique d'un très petit antiarche (Fig. 18) est attribuée au genre *Minicrania* Zhu *et* Janvier, 1996. Bien que légèrement déformée par l'écrasement, cette cuirasse présente tous les caractères de ce genre : fusion de toutes les plaques dermiques, position des crêtes de l'ornementation externe. Elle diffère cependant de l'espèce-type de ce genre (et unique espèce connue jusqu'alors), *M. lirouyii* Zhu *et* Janvier, 1996, par une absence presque totale d'ornementation tuberculée. Seuls quelques rares tubercules sont présents sur la crête médiane dorsale. Cette différence peut être considérée comme un caractère spécifique et nous attribuons ce spécimen à une espèce nouvelle.

Minicrania lissa n.sp.
(Figs 18, 19)

HOLOTYPE. — Une cuirasse thoracique conservée en empreinte et montrant la face dorsale, légèrement déformée (Fig. 18), musée du Servive Géologique du Viêt Nam, Hanoi (n° CS03a).

LOCALITÉ-TYPE. — Vallée de Tòng Vài, district de Quan Ba, province de Hà Giang, Viêt Nam.

NIVEAU-TYPE. — Dévonien inférieur, Formation de Khao Lôc, Lochkovien supérieur ou Praguien inférieur.

ÉTYMOLOGIE. — Du latin *lissus*, lisse.

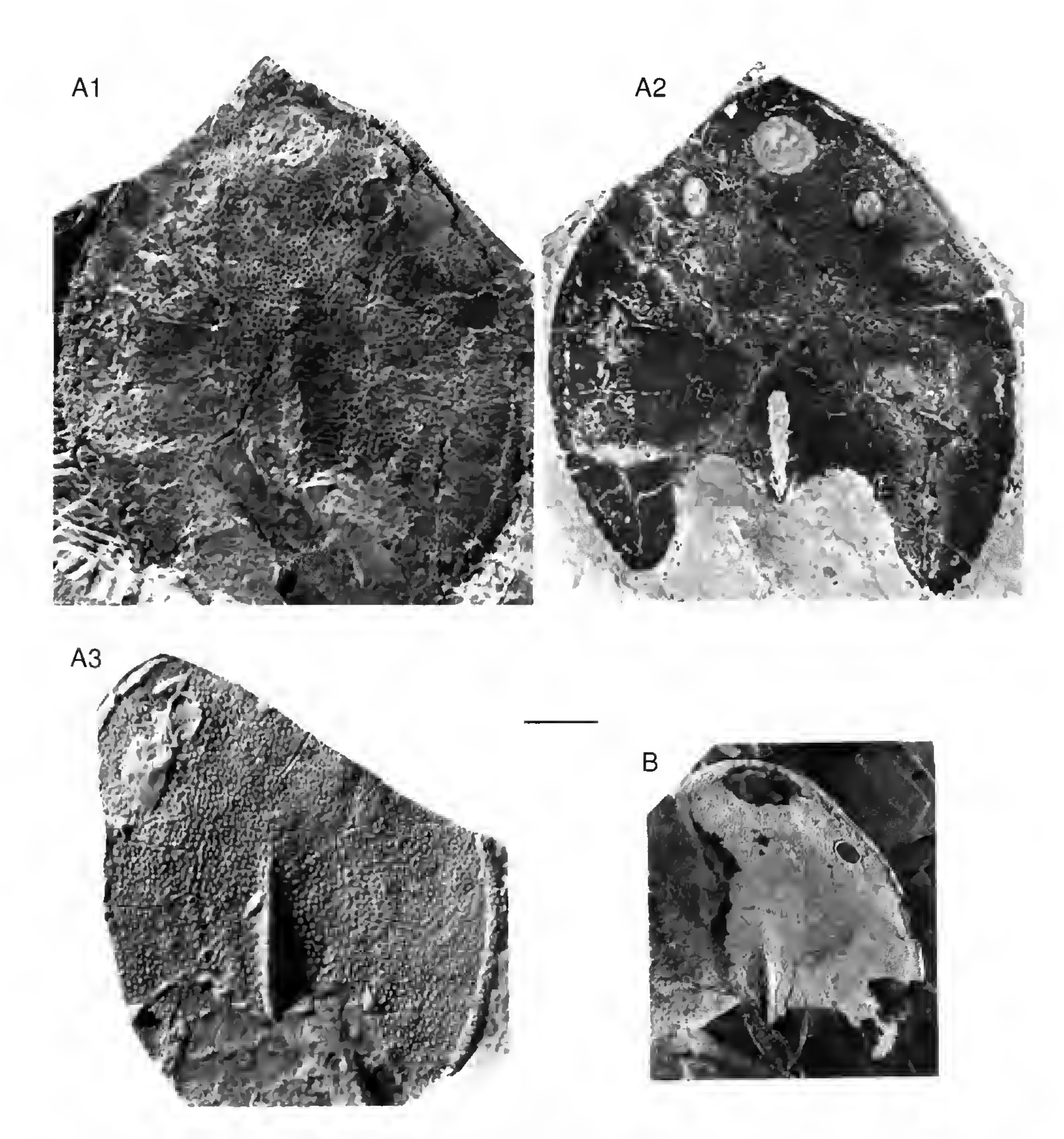


FIG. 17. — Galeaspida, Formation de Khao Lôc, Lochkovien, coupe de Tòng Vài-Luông Khô, Tòng Vài, Quan Ba, province de Hà Giang, Viêt Nam ; **A**, *Laxaspis yulongssus* (Liu), bouclier céphalique en vue dorsale (CS03b), photographié à sec (A1) et en immersion (A2), moulage en élastomère de sa contre-empreinte (A3) ; **B**, *Polybranchiaspis liaojaoshanensis* Liu, bouclier céphalique incomplet en vue dorsale (CS03e). Échelle : 10 mm.

MATÉRIEL. — L'holotype seul (n° CS03a, Musée du Servive Géologique du Viêt Nam, Hanoi).

DIAGNOSE. — Espèce de *Minicrania* pratiquement dépourvue d'ornementation tuberculée.

DESCRIPTION

L'holotype de *M. lissa* a la taille des plus grands spécimens de *M. lirouyii* (Zhu & Janvier 1996, fig. 2H), soit 7 mm de longueur médiane dorsale et environ 5 mm de largeur au niveau de l'angle prépectoral (autant qu'il est possible de l'estimer, du fait de la déformation). Les crêtes longitudinales saillantes qui ornent la surface de la cuirasse ont exactement la même disposition que chez *M. lirouyii* (Zhu & Janvier 1996, figs 4, 9A). On



FIG. 18. — *Minicrania lissa* n.sp., Formation de Khao Lôc, Lochkovien, coupe de Tông Vài-Luông Khô, Tông Vài, Quan Ba, province de Hà Giang, Viêt Nam. Moulage en élastomère de la cuirasse thoracique en vue dorsale (holotype, CS03c). Échelle : 3 mm.

distingue clairement des crêtes dorsales médiales (crmd, Fig. 19C), de part et d'autre de la crête médiane (crm, Fig. 19C), et deux paires de crêtes dorsales latérales (crdl, Fig. 19C). La lame subbranchiale, ou subcéphalique (lsbr, Fig. 19C), est vaste, arrondie antérieurement et limitée postérieurement par de très fortes crêtes transverses internes antérieures (cita, Fig. 19B, C). La surface ventrale du moulage interne de la cavité thoracique (Fig. 19B), montre nettement la trace de ces crêtes, qui ont exactement la même orientation que chez *M. lirouyii* (Zhu & Janvier 1996, fig. 2E). La seule différence entre *M. lirouyii* et *M. lissa* réside dans l'absence d'ornementation tuberculée chez cette dernière espèce. Malgré la finesse du sédiment, l'empreinte de la surface externe de la cuirasse semble presque lisse, marquée seulement par quelques petits tubercules dispersés sur les crêtes, et en particulier la crête médiane dorsale (Fig. 19A). Au contraire, tous les spécimens de *M. lirouyii* décrits par Zhu & Janvier (1996) ont une ornementation de tubercules très marquée et dense.

M. lirouyii est connue exclusivement dans la Formation de Xishancun du Groupe de

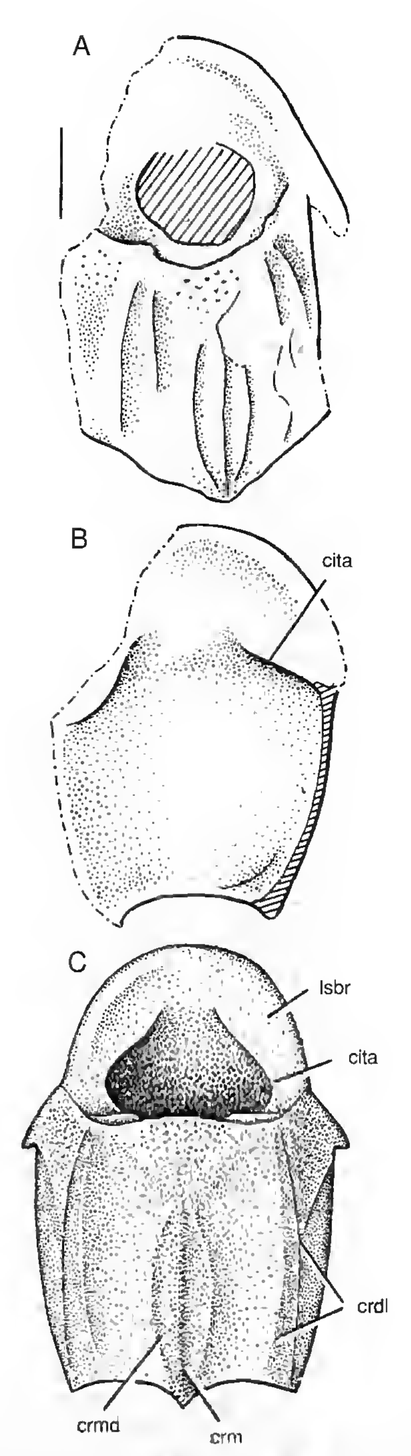


FIG. 19. — *Minicrania lissa* n.sp., Formation de Khao Lôc, Lochkovien, coupe de Tông Vài-Luông Khô, Tông Vài, Quan Ba, province de Hà Giang, Viêt Nam ; **A**, dessin à la chambre claire du moulage en élastomère de la surface dorsale de la cuirasse thoracique (holotype, CS03c) ; **B**, dessin à la chambre claire du moulage en élastomère de la surface ventrale du moule naturel interne de la cuirasse thoracique, avant préparation du moule naturel externe ; **C**, essai de reconstitution de la cuirasse thoracique en vue dorsale. **cita**, crête interne transverse antérieure ; **crdl**, crêtes dorsolatérales ; **crm**, crête médiane dorsale ; **crmd**, crête dorsomédiale ; **lsbr**, lame subbranchiale. Échelle : 2 mm.

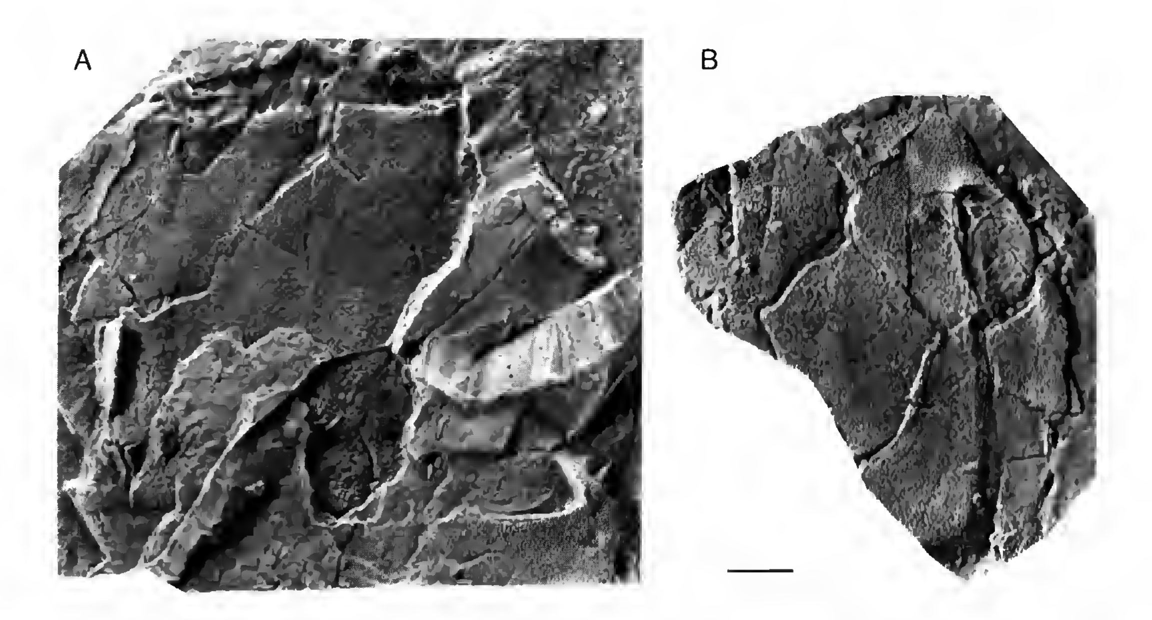


Fig. 20. — *Heteroyunnanolepis qujingensis* Z. S. Wang, Formation de Khao Lôc, Lochkovien, coupe de Tông Vài-Luông Khô, Tông Vài, Quan Ba, province de Hà Giang, Viêt Nam. Cuirasse thoracique : **A**, en vue dorsale ; **B**, vue ventrale (moulage en élastomère de CS03d). Échelle : 10 mm.

Cuifengshan au Yunnan occidental. Cette formation, attribuée au Lochkovien, est sous-jacente à la Formation de Xitun, avec laquelle ont été corrélés les gisements de vertébrés des formations de Si Ka et Bac Bun du Viêt Nam (Tong-Dzuy Thanh & Janvier 1990, 1994). Il est toutefois probable que la répartition stratigraphique de *Minicrania* est plus large, car une cuirasse attribuable à ce genre a été identifiée dans la Formation de Bac Bun (v. plus haut).

Sous-ordre YUNNANOLEPIDOIDEI
Miles, 1968
Fam. indet.
Genre *Heteroyunnanolepis* Z. S. Wang, 1994

Heteroyunnanolepis qujingensis
Z. S. Wang, 1994
(Fig. 20)

Une cuirasse thoracique presque complète, découverte dans la partie inférieure de la Formation de Khao Lôc, dans la coupe de Tông Vài-Luông Khô, est pratiquement identique à *Heteroyunnanolepis qujigensis* Z. S. Wang, 1994, redécrit par Zhu (1996, figs 16, 17). On y observe le même contact médian entre les plaques ADL, la même position dorsolatérale du sillon de la ligne latérale principale sur ces plaques (Fig. 20A), et la même forme de la plaque médiane ventrale (Fig. 20B). Ce spécimen montre, en outre, la plaque semi-lunaire, inconnue sur l'holotype de cette espèce, et qui s'avère unique et de forme triangulaire (Fig. 20B). Quelques plaques isolées, de la même formation mais d'autres gisements de la même région (coupe de Khao Lôc-Pak Xum, coupe de Thuong Lam), appartiennent également à cette même espèce. *H. qujigensis* est connue dans la Formation de Xishancun du Groupe de Cuifengshan au Yunnan oriental, tout comme *Laxaspis yulongssus*, *Minicrania lirouyii* et de petits acanthothoracides identiques à ceux décrits de Tông Vài. Zhu (1996) a suggéré que *Yunnanolepis meemannae* Tong-Dzuy *et* Janvier, 1994, connu à Trang Xa, pourrait appartenir à *Heteroyunnanolepis*, bien que différente de *H. qujingensis*. La cuirasse thoracique basse et large de *Y. meemannae* ainsi que l'absence de bosse médiane sur sa plaque PMD sont effectivement des arguments en faveur de cette attribution.

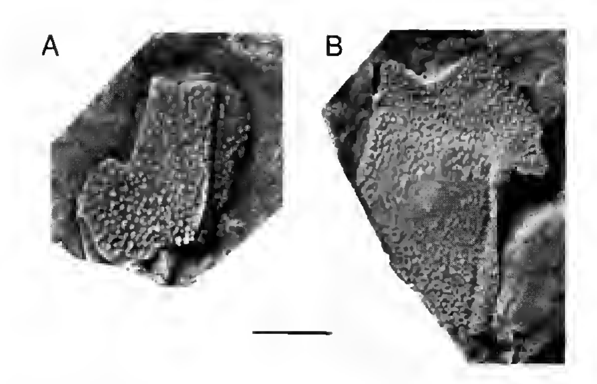


FIG. 21. — Antiarcha, Formation de Khao Lôc, Lochkovien supérieur, coupe de Tông Vài-Luông Khô, Tông Vài, Quan Ba, province de Hà Giang, Viêt Nam ; **A**, *Zhanjilepis aspratilis* Zhang, plaque postéro-dorsolatérale en vue dorsale (CS03f) ; **B**, Yunnanolepidoidei gen. et sp. indet., plaque antéro-ventrolatérale en vue ventrale (CS03e, voir détail du récessus brachial sur la figure 22). Échelle : 5 mm.

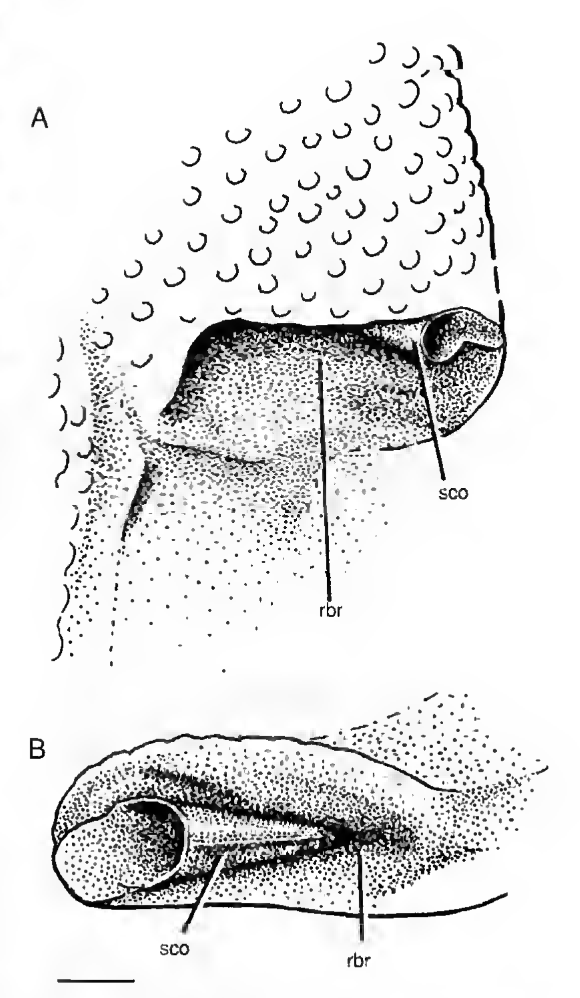


FIG. 22. — Yunnanolepidoidei gen. et sp. indet., Formation de Khao Lôc, Lochkovien, coupe de Tông Vài-Luông Khô, Tông Vài, Quan Ba, province de Hà Giang, Viêt Nam. Plaque antéroventrolatérale ; **A**, dessin à la chambre claire du récessus brachial en vue postéro-ventrale ; **B**, *idem*, vue postérieure (moulage en élastomère de CS03e, même spécimen que sur la figure 21A) ; **sco**, structure en forme de cornet correspondant probablement à une partie externe du scapulocoracoïde ; **rbr**, récessus brachial. Échelle : 1 mm.

Fam. indet.
Genre *Zhanjilepis* G. R. Zhang, 1978

Zhanjilepis aspratilis
G. R. Zhang, 1978
(Fig. 21A)

Plusieurs plaques thoraciques provenant des schistes bitumineux de la base de la Formation de Khao Lôc dans la coupe de Tông Vài-Luông Khô présentent des proportions et une ornementation identiques à celles de *Zhanjilepis aspratilis* (Zhang 1978, figs 18-21, pl. 8 ; Zhu 1996, fig. 15, pls 3 : 9-11, 4 : 10) des formations de Xishancun et Xitun au Yunnan oriental. L'une d'elles est une plaque PDL dont la surface est ornementée de très gros tubercules largement espacés, et entre lesquels se trouvent de très petits tubercules (Fig. 21A). Le sillon de la ligne latérale principale y est large et bordé par un bourrelet saillant. Elle est identique à celle décrite par Zhu (1996 : fig. 15D).

YUNNANOLEPIDOIDEI gen. et sp. indet.
(Figs 21B, 22)

Une plaque AVL de petite taille, mais dont la forme et l'ornementation diffèrent de celles de *Heteroyunnanolepis* et *Zhanjilepis*, présente un récessus brachial très bien conservé dont l'empreinte naturelle a pu être moulée à l'élastomère (rbr, Fig. 22). Il présente une curieuse structure en cornet (sco, Fig. 22), accolée à sa surface antérieure et qui rappelle la structure en entonnoir décrite par Janvier (1995, fig. 7D) dans le récessus brachial d'un antiarche indéterminé de la Formation de Xitun du Yunnan. Cette structure semble occuper la même position que le « *funnel groove* » (sillon en entonnoir) de *Chuchinolepis* (*Procondylolepis*) décrit par Zhang

& Young (1992) et que ces auteurs supposaient avoir logé un prolongement du scapulocoracoïde assurant l'articulation avec les éléments endosqueletriques de la nageoire pectorale. Ils supposaient également que ce sillon correspondait à la partie antérieure du « *funnel pit* » (canal en entonnoir) des euantiarches. La découverte, sur ce spécimen, d'une structure vraisemblablement endosquelettique en forme de cornet pouvant s'adapter parfaitement au « *funnel groove* » des procondylolépiformes et au « *funnel pit* » des euantiarches, semble corroborer cette hypothèse.

Ordre ACANTHOTHORACI Stensiö, 1948

ACANTHOTHORACI gen. et sp. indet.

Parmi les nouveaux spécimens de la Formation de Khao Lôc se trouvent quelques plaques d'acanthothoracides, dont l'ornementation de tubercules étoilés est identique à celle de ceux décrits par Tong-Dzuy Thanh *et al.* (1995). Certains proviennent des niveaux de schistes bitumineux de la coupe de Tòng Vài-Luông Khô, d'autres de niveaux gréseux de la coupe Khao Lôc-Pak Xum.

BAN NHUAN

Le gisement de Ban Nhuân, district de Phu Luong, province de Thái Nguyên (v. carte de localisation *in* Janvier *et al.* 1993), se situe stratigraphiquement au sommet de la Formation de Si Ka et à la base de la Formation de Bac Bun, dans d'épaisses dolomies grisâtres et gréseuses par endroits. Ce gisement a livré principalement un très grand galéaspide, *Bannhuanaspis vukhuci* Janvier *et al.*, 1993, mais aussi des restes assez abondants d'antiarches et de sarcoptérygiens youngolépides qui n'avaient pas été décrits. Les divers restes de sarcoptérygiens semblent devoir être rapportés au genre *Youngolepis* Chang *et* Yu, 1981, très abondant dans tous les gisements des formations de Si Ka et Bac Bun de cette région. Le gisement de Ban Nhuân a livré également des plaques ou fragments de plaques d'antiarches parfois remarquablement grandes, et présentant généralement une ornementation de très gros tubercules, proéminents et souvent recourbés en crochet au niveau des angles des plaques

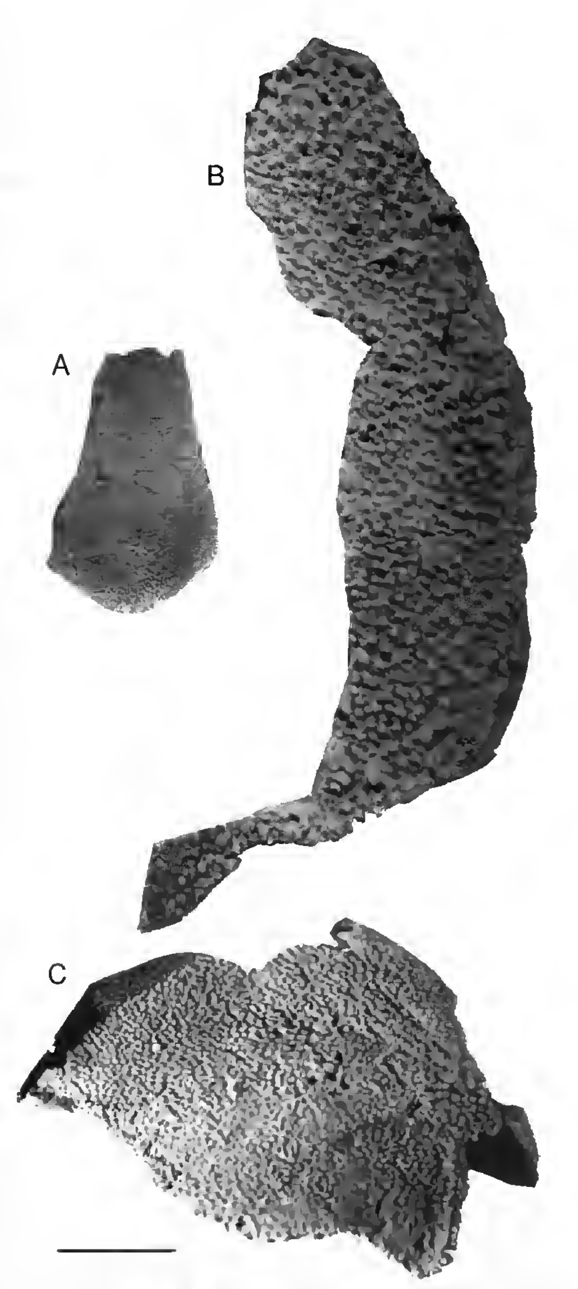


FIG. 23. — Antiarcha, sommet de la Formation de Si Ka ou base de la Formation de Bac Bun, Ban Nhuân, province de Thái Nguyên, Viêt Nam ; **A**, *Chuchinolepis dongmoensis* Tong-Dzuy Thanh *et* Janvier, plaque médiane dorsale postérieure en vue dorsale (BT 206a) ; **B**, **C**, *Yunnanolepis spinulosa* n.sp. : **B**, fragment d'une grande plaque postéro-ventrolatérale en vue ventrale (holotype, BT 206b) ; **C**, plaque antéro-ventrolatérale incomplète en vue ventrale (BT 206c). Échelle : 10 mm.

(Fig. 25). Hormis leur ornementation, ces plaques sont morphologiquement identiques à celles de *Y. chii* Liu, 1963, l'espèce-type du genre

Yunnanolepis. Une plaque antéro-ventrolatérale (BT 206c, Fig. 20C) est pratiquement identique à celle de *Y. chii* Liu (Zhang 1978), avec toutefois un récessus brachial un peu plus vaste. Cependant, aucune des espèces connues de ce genre (*Y. chii* Liu, 1963 ; *Y. porifera* Zhu, 1996 ; *Y. bacboensis* Tong-Dzuy Thanh *et* Janvier, 1990 ; *Y. deprati* Tong-Dzuy Thanh *et* Janvier, 1990) ne présente une ornementation de ce type. Chez ces espèces, les tubercules sont arrondis, serrés et ne deviennent jamais spiniformes. Nous choisissons donc ici d'attribuer la forme de Ban Nhuân à une espèce nouvelle.

Classe PLACODERMI McCoy, 1848
Ordre ANTIARCHA Cope, 1885
Sous-ordre YUNNANOLEPIDOIDEI Miles, 1968
Famille YUNNANOLEPIDIDAE Gross, 1965
Genre *Yunnanolepis* Liu, 1963

Yunnanolepis spinulosa n.sp.
(Figs 23B, C, 25)

Yunnanolepis sp. – Janvier *et al.* 1993 : 299.

HOLOTYPE. — Plaque postéro-ventrolatérale (PVL) incomplète (BT206a, Fig. 23B).

LOCALITÉ-TYPE. — 1 km à l'ouest de Ban Nhuân.

NIVEAU-TYPE. — Base de la Formation de Bac Bun.

ÉTYMOLOGIE. — Du latin *spinulosus*, porteur de petites épines.

MATÉRIEL. — Cuirasse thoracique très déformée (BT206d) dont la plaque AVL gauche est presque intacte (Fig. 25A) ; plaque AVL gauche (BT206c, Fig. 23C) ; plaque AVL droite (BT206e, Fig. 25B) ; fragments divers (numérotés collectivement CS02f).

DIAGNOSE. — *Yunnanolepis* dont l'ornementation est constituée de tubercules élevés, espacés et spiniformes.

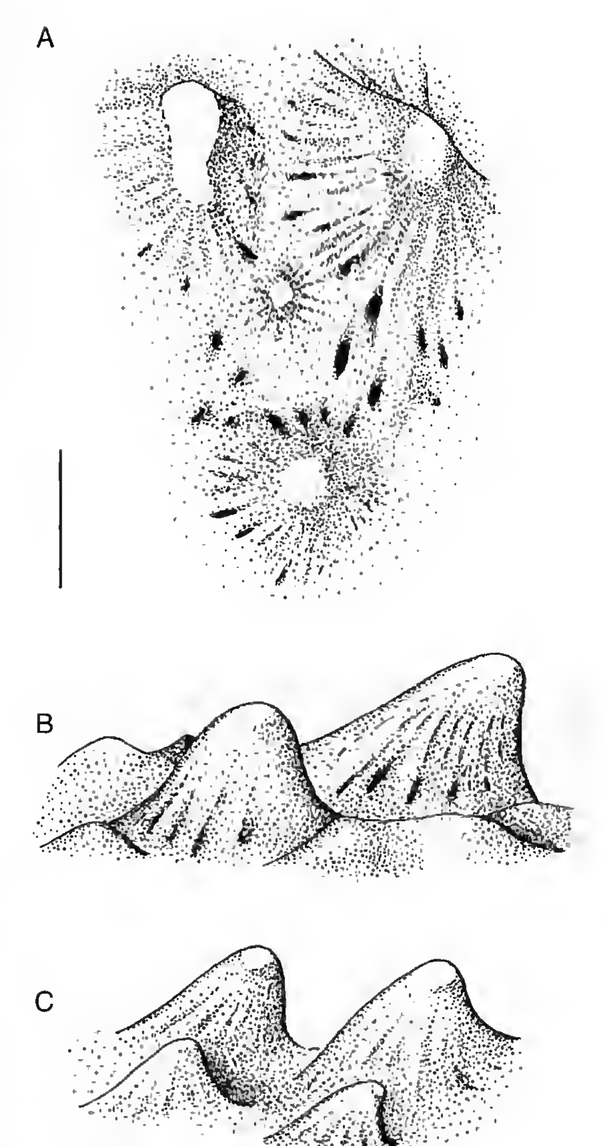


FIG. 24. — *Yunnanolepis spinulosa* n.sp., sommet de la Formation de Si Ka ou base de la Formation de Bac Bun, Ban Nhuân, province de Thái Nguyên. Vue de détail de deux types de tubercules de l'holotype (Fig. 23B) : **A**, au centre de la plaque ; **B**, **C**, au niveau de l'angulation marginale. Dessins à la chambre claire. Échelle : 1 mm.

DESCRIPTION

Autant que l'on peut en juger par les quelques plaques identifiables de cette espèce, la morphologie générale de *Y. spinulosa* est probablement assez voisine de celle de *Y. chii* ou *Y. bacboensis*. Seule l'ornementation en est nettement différente et caractérisée par des tubercules très élevés, pointus, recourbés vers l'arrière, et dont la base est souvent costulée (Fig. 24). Il est peu probable que cette ornementation soit dépendante de la taille et de l'âge des individus. En effet, la cuirasse thoracique désarticulée BT206d est de taille

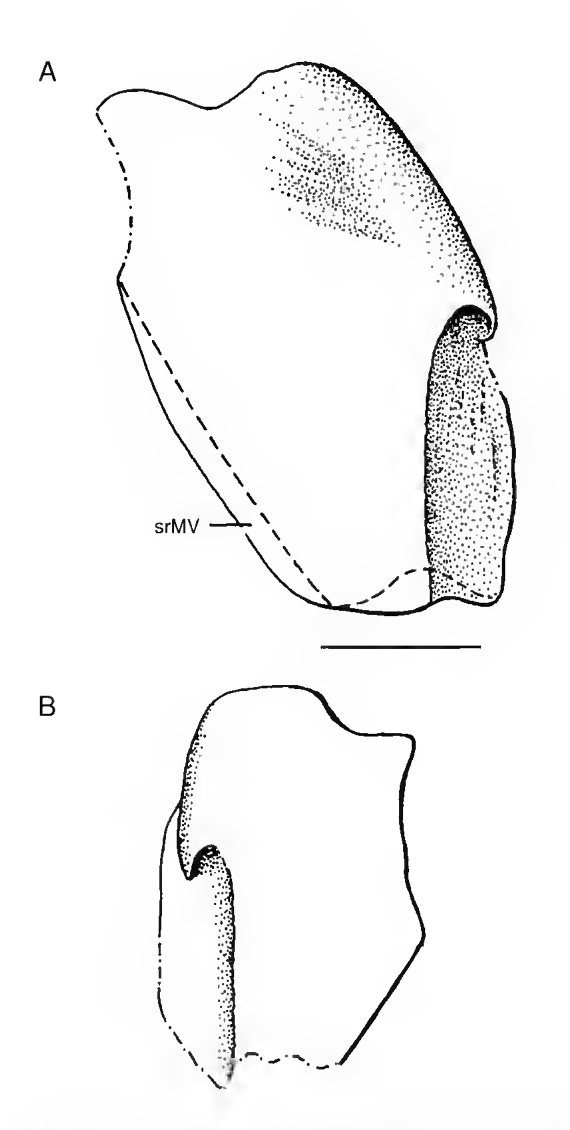


FIG. 25. — *Yunnanolepis spinulosa* n.sp., sommet de la Formation de Si Ka ou base de la Formation de Bac Bun, Ban Nhuân, province de Thái Nguyên ; **A**, plaque antéro-ventrolatérale gauche en vue ventrale (BT 206d) ; **B**, plaque antéro-ventrolatérale droite en vue ventrale (BT 206e). **srMV**, surface de recouvrement pour la plaque médiane ventrale (visible sur la surface interne). Échelle : 10 mm.

moyenne (de l'ordre de celles de *Y. bacboensis* de Dông Mo), mais présente déjà de tels tubercules spiniformes ou étirés. Le spécimen choisi comme holotype de *Y. spinulosa*, en raison de son ornementation particulièrement bien conservée, est un fragment d'une très grande plaque PVL, donc appartenant à un individu relativement âgé (Fig. 23B). Il est d'une taille comparable au fragment d'une très grande plaque ADL de *Yunnanolepis* sp. de Dông Mo décrit par Tong-Dzuy Thanh & Janvier (1990, pl. 6, fig. 5a) et qui, pourtant, présente une ornementation de tubercule bas, arrondis et serrés. Il est possible que *Y. spinulosa* soit présent dans d'autres gisements que Ban Nhuân, comme le suggèrent certains fragments de plaques de Trang Xa, ornés de tubercules espacés et proéminents. Outre cette espèce, le seul yunnanolepidé possédant une ornementation de gros tubercules est *Zhanjilepis aspratilis* Zhang, 1978, des formations de Xishancun et Xitun du Groupe de Cuifengshan du Yunnan oriental ; mais là, de très petits tubercules sont présents entre les gros tubercules clairsemés (Zhu 1996, pl. 3, figs 9, 10), ce qui n'est pas le cas chez *Y. spinulosa*. De plus, *Z. aspratilis* présente une cuirasse thoracique beaucoup plus courte et trapue que celle de *Y. spinulosa*.

La cuirasse thoracique désarticulée et déformée BT206d, ainsi que diverses plaques isolées, permettent de donner quelques précisions sur certains caractères morphologiques. Elle montre notamment la présence d'une bosse irrégulière et couverte de gros tubercules à l'extrémité postéro-ventrale de la plaque postéro-ventrolatérale et d'une très grande plaque médiane ventrale (inférée de la longueur de sa surface de recouvrement sur la plaque antéro-ventrolatérale ; srMV, Fig. 25A), caractères qui confirment l'appartenance de cette espèce au genre *Yunnanolepis* (Zhu 1996).

YUNNANOLEPIDOIDEI gen. et sp. indet.
(Fig. 26)

Un autre yunnanolepidoïde est probablement représenté par une unique plaque antéro-ventrolatérale incomplète, qui diffère nettement de celle de *Y. spinulosa* n.sp. et des autres espèces de *Yunnanolepis* par sa lame latérale portant de nombreuses crêtes qui convergent vers le récessus brachial (Fig. 26A). Cette plaque semble avoir les proportions de celle de *Y. bacboensis* Tong-Dzuy Thanh *et* Janvier, 1990, et sa suture postérieure avec la plaque postéro-ventrolatérale présente une échancrure (ech, Fig. 26A) caractéristique des Yunnanolepidoidei (*sensu* Zhu 1996). Sa surface interne montre également la paroi antérieure d'un récessus ventrolatéral (rvl, Fig. 26B). Le récessus brachial n'est pas conservé.

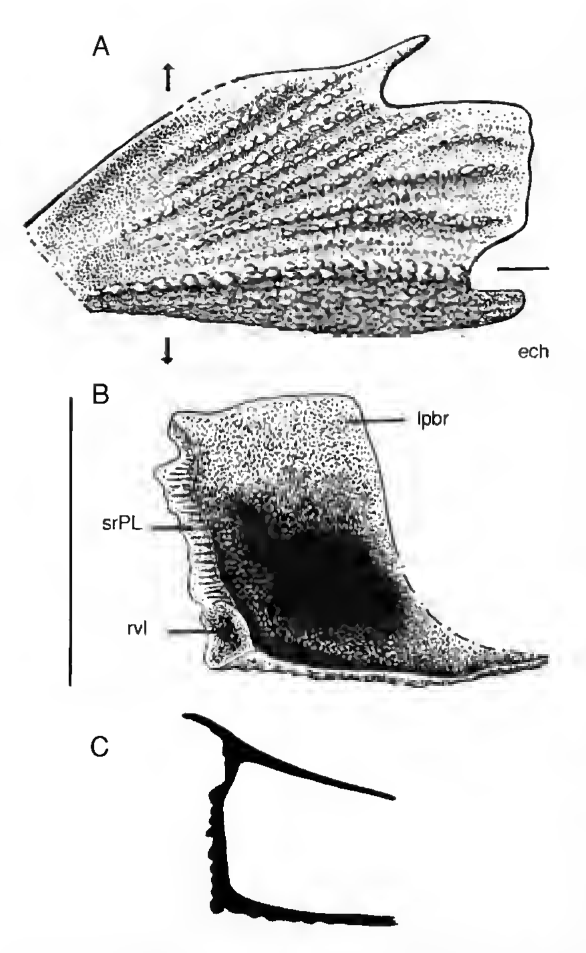


FIG. 26. — Antiarcha gen. et sp. indet., sommet de la Formation de Si Ka ou base de la Formation de Bac Bun, Ban Nhuân, province de Thái Nguyên. Plaque antéro-ventrolatérale gauche (BT 206f) : **A**, vue latérale ; **B**, vue postérieure ; **C**, coupe au niveau indiqué en A. **ech**, échancrure postérolatérale ; **lpbr**, lame postbranchiale ; **rvl**, récessus ventrolatéral ; **srPL**, surface de recouvrement pour la plaque postérolatérale. Échelle : 5 mm.

Famille CHUCHINOLEPIDIDAE K. J. Chang, 1978
Genre *Chuchinolepis* Chang, 1978

Chuchinolepis dongmoensis
Tong-Dzuy Thanh *et* Janvier, 1990
(Fig. 23A)

Le gisement de Ban Nhuán a également livré quelques plaques de *Chuchinolepis*, en particulier une plaque médiane dorsale postérieure (Fig. 23A) qui présente tous les caractères de celle de *C. dongmoensis* Tong-Dzuy Thanh *et* Janvier, 1990, à savoir une forme plus allongée que celle de *C. qujinensis* Zhang, 1978 et une légère bosse médiane postérieure.

Classe SARCOPTERYGII Romer, 1955
Ordre DIPNOMORPHA Ahlberg, 1991
Famille YOUNGOLEPIDIDAE Gardiner, 1984
Genre *Youngolepis* Chang *et* Yu, 1981

Youngolepis sp.

Les restes de *Youngolepis* du gisement de Ban Nhuân semblent identiques à ceux de Dông Mo et Trang Xa, autant que l'on puisse en juger par des écailles et quelques os dermiques isolés, dont une plaque gulaire.

DONG MO

Les vertébrés du gisement de Dông Mo (v. carte de localisation *in* Tong-Dzuy Thanh & Janvier 1990), province de Lang Son, ont fait l'objet d'une monographie (Tong-Dzuy Thanh & Janvier 1990) fondée essentiellement sur le matériel provenant d'une lentille extrêmement riche mise au jour dans la Formation de Bac Bun lors de l'élargissement de la route Dông Mo-Tu Dôn. Cette lentille a maintenant presque entièrement disparu et peu de matériel nouveau a pu être récolté depuis à cet endroit. Nous ferons ici quelques commentaires sur deux taxons, le galéaspide et l'un des antiarches de ce gisement. Par ailleurs, quelques restes de vertébrés ont également été trouvés dans la Formation de Mia Lé qui affleure à Dông Mo, au-dessus des formations de Si Ka et de Bac Bun, le long de la route Dông Mo-Tu Dôn. Nous avons pu y reconnaître au moins une plaque de placoderme dont l'ornementation est identique à celle de *Tongdzuylepis vietnamensis*. Ces fragments se trouvent dans une lumachelle à brachiopodes.

Ordre GALEASPIDA Halstead Tarlo, 1967

GALEASPIDA gen. et sp. indet.

Polybranchiaspis sp. – Tong-Dzuy & Janvier 1990, fig. 4, pl. 1. – Janvier 1990, fig. 1.

Le seul bouclier de galéaspide découvert dans la

Formation de Bac Bun à Dông Mo a été décrit par Tong-Dzuy Thanh & Janvier (1990, fig. 4, pl. 1, fig. 1) comme « *Polybranchiaspis* sp. ». Bien qu'incomplet et assez mal conservé, ce bouclier présente des dimensions, un contour et une position de l'ouverture médiane dorsale très voisines de celle de ce genre connu dans le Lochkovien-Praguien du Yunnan oriental et du nord du Bac Bo (gisement de Tông Vài ; Tong-Dzuy Thanh *et al.* 1995). En revanche, la structure et l'ornementation de son exosquelette apparaissent maintenant comme très différentes de celles de *Polybranchiaspis*. Les fragments d'exosquelette de galéaspides, abondants dans le gisement de Dông Mo, ont aussi servi de base à la première description de la structure de l'exosquelette des galéaspides (Janvier 1990) et ont donc été rapportés par erreur à *Polybranchiaspis*. En effet, à l'époque de la description de ce spécimen, le détail de la structure et de l'ornementation de l'exosquelette de *Polybranchiaspis* était inconnu. Ce n'est qu'avec l'étude des spécimens de *Polybranchiaspis liaojaoshanensis* de Tông Vài (Tong-Dzuy Thanh *et al.* 1995) qu'elle a été décrite, se révélant nettement différente de celle du spécimen de Dông Mo. L'ornementation de *Polybranchiaspis* est constituée de tubercules costulés complexes, entourés de tubercules secondaires, et la structure de la couche moyenne de son exosquelette montre des cavités internes assez vastes. Au contraire, l'ornementation du spécimen de Dông Mo est constituée uniquement de petits tubercules arrondis, étroitement accolés et disposés en rangées le long des bords du bouclier. D'autre part, la structure de l'exosquelette ne montre pas de larges lacunes, à l'exception de petites cavités basales, au niveau de la jonction entre deux unités dermiques adjacentes. Par sa structure exosquelettique, le galéaspide de Dông Mo est donc beaucoup plus proche de *Bannhuanaspis* Janvier *et al.*, 1993 du gisement de Ban Nhuân. Il est donc clair que le galéaspide de Dông Mo n'appartient pas au genre *Polybranchiaspis*. Malheureusement l'ornementation et la structure du bouclier dermique des quelques soixantes espèces de galéaspides décrites en Chine n'est pas encore connue (travail en cours effectué par Zhu Min, Beijing), ce qui interdit toute considération de ce caractère dans l'attribution systématique du spécimen de Dông Mo dont, par ailleurs, la morphologie du bouclier reste mal connue.

Classe PLACODERMI McCoy, 1848
Ordre ANTIARCHA Cope, 1885
Ord. et fam. indet.
Genre *Vanchienolepis*
Tong-Dzuy Thanh *et* Janvier, 1990

Vanchienolepis langsonensis
Tong-Dzuy Thanh *et* Janvier, 1990
(Fig. 27)

Yunnanolepis sp. ou *Vanchienolepis langsonensis* Tong-Dzuy Thanh *et* Janvier, 1990 : fig. 14.

Parmi les antiarches de Dông Mo, l'une des formes les plus intéressantes est *Vanchienolepis langsonensis* Tong-Dzuy Thanh *et* Janvier, 1990, définie sur des plaques de la cuirasse thoracique. Par sa large fenestration ventrale, cette espèce avait été placée dans les Sinolepididae, bien que d'autres de ses caractères rappellent les yunnanolépidoïdes (yunnanolépiformes) (v. discussions *in* Janvier 1995 ; Zhu 1996). Parmi le matériel de Dông Mo se trouve un petit toit crânien légèrement désarticulé (CS-VND43a *in* Tong-Dzuy Thanh & Janvier 1990 ; Fig. 27A), exposé en vue interne, et dont la taille s'accorde parfaitement avec celle des plaques thoraciques de *Vanchienolepis*. En outre, il se trouve associé, sur le même bloc, avec une plaque médiane dorsale de *Vanchienolepis*. Ce toit crânien avait, du reste, été attribué avec hésitation à « *Yunnanolepis* sp. ou *Vanchienolepis langsonensis* » par Tong-Dzuy Thanh & Janvier (1990, fig. 14). Nous avons préparé la face externe de ce crâne, en le transférant sur de la résine. Il apparaît comme pratiquement identique au toit crânien de différentes espèces de *Yunnanolepis* du même gisement ou des gisements du Yunnan (Fig. 27B). Il possède notamment une large dépression préorbitaire transversale (dpro, Fig. 27B), couverte de petits tubercules. En cela, il diffère donc nettement des Sinolepididae, dont la dépression préorbitaire est étroite, triangulaire, et limitée à la largeur de la plaque prémédiane (Ritchie *et al.* 1992). Il est à noter que la portion de toit crânien préservée sur

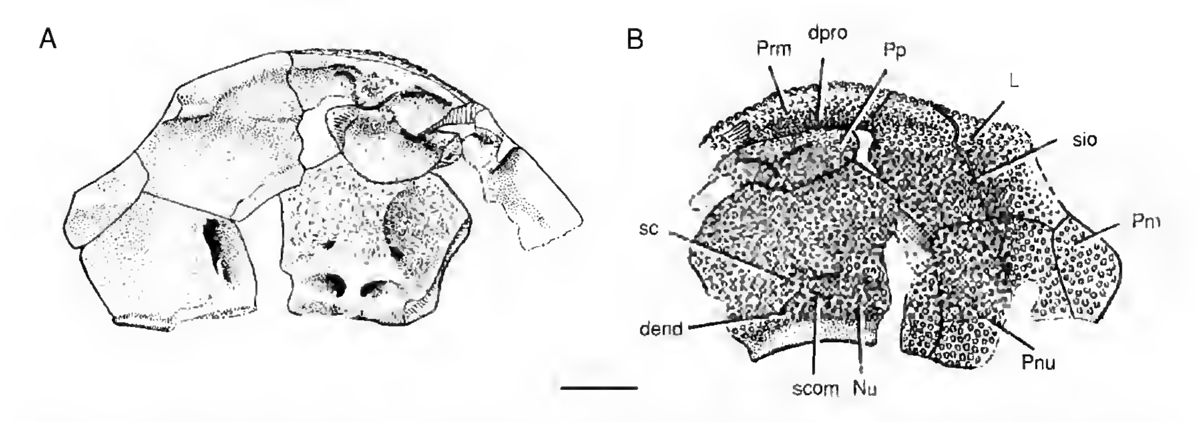


FIG. 27. — *Vanchienolepis langsonensis* ? Tong-Dzuy *et* Janvier, Formation de Bac Bun, Dông Mo, province de Lang Son, Viêt Nam ; **A**, dessin à la chambre claire de la surface ventrale du toit crânien CS-VND43a (d'après Tong-Dzuy Thanh & Janvier 1990, fig. 14) ; **B**, dessin à la chambre claire de la surface dorsale du même spécimen, préparé par transfert. **dend**, conduit endolymphatique externe ; **dpro**, dépression préorbitaire ; **L**, plaque latérale ; **Nu**, plaque nuchale ; **Pm**, plaque postmarginale ; **Pnu**, plaque paranuchale ; **Pp**, plaque postpinéale ; **Prm**, plaque prémédiane ; **sc**, sillon central ; **scom**, sillon commissural ; **sio**, sillon infra-orbitaire. Échelle : 2 mm.

le spécimen de *Vanchienolepis* sp. de la Formation de Xitun (Yunnan oriental) décrit par Janvier (1995, fig. 6) est également identique à la partie correspondante de celui de *Yunnanolepis*, avec toutefois des crêtes saillantes sur les plaques nuchale et latérale. Si ce toit crânien de Dông Mo appartient bien à *Vanchienolepis*, ceci corrobore pleinement l'interprétation de Zhu (1996), selon laquelle *Vanchienolepis* serait un Yunnanolepidoidei et non un Sinolepidae. Il reste cependant la question de la présence d'un assez large foramen axillaire chez *Vanchienolepis*, caractère inconnu chez les autres Yunnanolepi-doidei mais toujours présent chez les euantiarches et les Sinolepidae. Zhu (1996) considère ce foramen comme homoplastique. En revanche, la morphologie de la nageoire pectorale de *Vanchienolepis*, connue seulement sur le spécimen du Yunnan (Janvier 1995, fig. 6) est très semblable à celle des autres Yunnanolepidoidei chez qui elle est connue (*Yunnanolepis*, *Chuchinolepis*) et nettement différente de la nageoire bipartite des Sinolepidae (Ritchie *et al.* 1992, fig. 21).

Sous-ordre YUNNANOLEPIDOIDEI
Miles, 1968
Famille YUNNANOLEPIDIDAE Gross, 1965
Genre *Yunnanolepis* Liu, 1963

Yunnanolepis cf. *Y. porifera* Zhu, 1996

Yunnanolepis cf. *Y. parvus* Tong-Dzuy Thanh *et* Janvier, 1990 : fig. 15, pl. 4 : 12.

Tong-Dzuy Thanh & Janvier (1990, fig. 15, pl. 4 : 12) ont rapporté à *Yunnanolepis* cf. *Y. parvus* un moule interne d'une cuirasse thoracique et d'un toit crânien articulé provenant de Dông Mo (découvert dans un niveau attribué au sommet de la Formation de Si Ka et affleurant à l'occasion du creusement du réservoir du hameau de Tong Lot). L'aspect général, trapu, de ce spécimen est effectivement proche de celui d'une cuirasse thoracique attribuée à *Y. parvus* par G. R. Zhang (1978, pl. 5 : 5, 6) de la Formation de Xium du Yunnan. Cependant, Zhu (1996) a montré que ce spécimen du Yunnan était très différent de l'holotype de *Y. parvus* Zhang (1978, pl. 5 : 1) et l'a donc attribué à une nouvelle espèce, *Y. porifera*, tandis qu'il rapportait l'holotype de *Y. parvus* au genre *Mizia* Zhu, 1996. Il convient donc désormais de désigner ce spécimen de Dông Mo sous le nom de *Yunnanolepis* cf. *Y. porifera*.

TRANG XA
Le gisement de Trang Xa est le premier gisement de vertébrés dévoniens du Viêt Nam dont le matériel a été décrit depuis les travaux de

Mansuy (v. Tong-Dzuy Thanh & Janvier 1987, 1990, 1994). Il comprend en fait plusieurs affleurements, tous situés stratigraphiquement dans la base de la Formation de Bac Bun et apparaissant dans divers canaux d'irrigation, ainsi que près du petit barrage hydroélectrique de Làng Dèn (v. carte de localisation *in* Tong-Dzuy Thanh & Janvier 1990). De nouvelles récoltes effectuées sur ces gisements ainsi que la préparation de certains spécimens d'anciennes collections permettent de préciser leur composition faunique.

Ordre GALEASPIDA Halstead Tarlo, 1967

Il n'y a aucun reste de *Polybranchiaspis* dans la faune de Trang Xa et tous les fragments d'exosquelette de galéaspides récoltés présentent la même ornementation que la forme de Dông Mo (v. plus haut).

Classe PLACODERMI McCoy, 1848

Ordre ANTIARCHA Cope, 1885

Tout le matériel d'antiarche de Trang Xa semble appartenir au genre *Yunnanolepis* et la majorité en est attribuée à l'espèce *Y. meemannae* Tong-Dzuy Thanh *et* Janvier, 1994. Cependant, par la dépression dorso-ventrale de sa cuirasse thoracique, cette espèce évoque le genre *Heteroyunnanolepis*, comme l'a souligné Zhu (1996), bien que les principaux caractères diagnostiques de ce genre ne soient pas observables sur le matériel connu à ce jour. Certains fragments de plaques, cependant, présentent une ornementation différente de celle de *Y. meemannae* et qui évoque celle de *Y. spinulosa* de Ban Nhuân.

Classe SARCOPTERYGII Romer, 1955

Deux Ssarcoptérygiens avaient été initialement reconnus à Trang Xa : *Youngolepis* sp. et un dipneuste indéterminé. Ce dernier semble différer de *Diabolepis* (= *Diabolichthys* Chang *et* Yu, 1984) par les denticules plus régulièrement alignés de l'unique plaque dentaire connue. Cette pièce est, somme toute, pratiquement identique à une plaque dentaire inférieure de *Dipterus* (Tong-Dzuy Thanh & Janvier 1994, fig. 7D). Tong-Dzuy Thanh & Janvier (1994) ont également décrit un sarcoptérygien énigmatique, à la fois différent des dipneustes et de *Youngolepis*. Outre la morphologie déroutante de son crâne, dont la portion pariéto-ethmoïdienne semble extrêmement courte, cette forme se distingue assez nettement de *Youngolepis* par l'aspect extrêmement lisse de sa cosmine, dont les pores sont très fins, mais qui ne montre aucune ligne de Westoll. Parmi les écailles isolées, on retrouve cette même différence : les écailles de *Youngolepis* présentent généralement des rides sinueuses et parallèles, au moins au niveau de la partie antérieure de leur surface externe. Leur aspect est donc extrêmement voisin de celui des écailles de *Porolepis* Woodward, 1891 du Dévonien inférieur d'Europe. En revanche, les écailles de type « lisse » ne présentent jamais de telles rides et, par là, évoquent plutôt celles des ostéolépiformes et notamment de *Kenichthys* du Dévonien moyen de Chine (Chang & Zhu 1993). Des coupes histologiques effectuées à travers ces deux types d'écailles montrent clairement cette différence, les pores et les cavités en « bécher » des écailles « lisses » étant beaucoup plus petits, bien que, dans les deux cas, l'émail descende nettement dans ces cavités comme chez tous les dipnomorphes (Tong-Dzuy Thanh & Janvier 1987, pl. 3 : 6, 7). Les quelques os présentant des lignes de Westoll très nettes et qui, par conséquent, doivent être attribués à un dipneuste, présentent tous une cosmine de type « lisse ». Enfin, il convient de noter que les os et écailles de type « lisse » ont une coloration plus noire que ceux de *Youngolepis* (vraisemblablement à la suite d'une altération thermique). Cette différence peut être due à une plus grande densité de leur couche de dentine.

L'un des spécimens de cette faune est une portion antérieure de mandibule d'un sarcoptérygien (Figs 25, 26 ; identifiée par erreur, mais avant préparation, comme « ? cleithrum » par Tong-Dzuy Thanh & Janvier 1987, fig. 8F) qui partage plusieurs caractères, en particulier la forte concavité dorsale de sa partie distale, avec la mandibule de *Psarolepis romeri* Yu, 1998 et celle d'un sarcoptérygien indéterminé (Zhu & Schultze 1997), respectivement du Lochkovien

et du Pridoli du Yunnan oriental. Elle en diffère cependant clairement par de nombreux autres caractères (cosmine à pores fins, dents coronoïdiennes très élancées, préarticulaire dépourvu de denticules), ce qui justifie son attribution à un genre nouveau.

Ordre DIPNOMORPHA Ahlberg, 1991
Fam. indet.

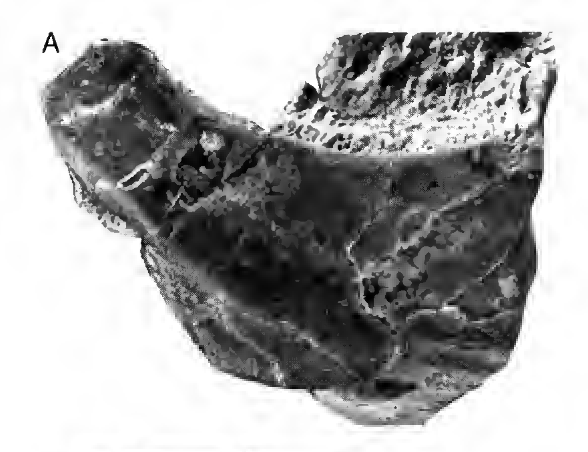
Genre *Langdenia* n.g.

ESPÈCE-TYPE. — *Langdenia campylognatha* n.sp.

ÉTYMOLOGIE. — De Làng Dèn, localité-type.

DIAGNOSE. — La même que pour l'espèce-type (par monotypie).

REMARQUES
Langdenia partage avec *Psarolepis* Yu, 1998 et la forme décrite par Zhu & Schultze (1997) une forte flexure dorsale de la partie antérieure de la mandibule. Les autres caractères communs à ces deux genres, quant à la structure de la mandibule (large gorge pour la plaque parasymphysaire, absence de dents sur le bord de l'extrémité antérieure du dentaire), sont des caractères généraux de dipnomorphes, de rhipidistiens, voire de Sarcoptérygiens. *Langdenia* diffère cependant de *Psarolepis* par sa cosmine à pores très fins, qui rappelle plutôt celle de *Youngolepis*, *Powichthys* Jessen, 1975, *Porolepis* ou des dipneustes basaux. La cosmine de *Psarolepis* présente au contraire de très larges pores et sa structure est atypique, présentant souvent plusieurs couches superposées. Les crocs coronoïdiens de *Langdenia* sont fins et très élevés, tandis que ceux de *Psarolepis* sont massifs et bas. Enfin, *Langdenia* ne semble pas présenter les larges fosses situées à la limite entre les infradentaires, et qui se rencontrent chez *Psarolepis*, *Youngolepis*, *Powichthys* et la plupart des porolépiformes. Ce curieux mélange de caractères suggère que la courbure de la mandibule de *Langdenia*, de *Psarolepis*, et du sarcoptérygien non nommé de Zhu & Schultze (1997), n'est peut-être pas unique à ces taxons. Il pourrait s'agir d'une symplésiomorphie des rhipidistiens (Zhu & Schultze 1997), voire des sarcoptérygiens, et ce caractère n'est pas sans rappeler la forte cambrure de la mandibule des onychodontiformes, en particulier de *Strunius* Jessen, 1966 (Jessen 1966).



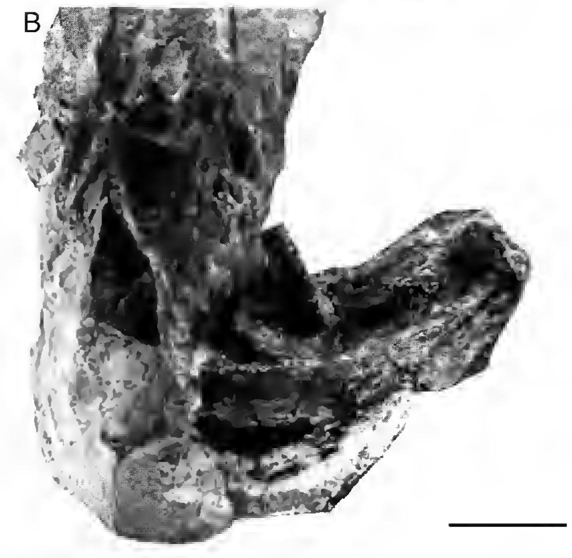


FIG. 28. — *Langdenia campylognatha* n.sp., holotype (BT 207a), Formation de Bac Bun, Lang Dèn, Trang Xa, province de Thái Nguyên, Viêt Nam ; **A**, partie antérieure de mandibule gauche en vue latérale ; **B**, *idem*, vue médiale. Échelle : 10 mm.

Langdenia campylognatha n.sp.
(Figs 28-30)

Sarcoptérygien – Tong Dzuy & Janvier 1987, fig. 8F.

HOLOTYPE. — Portion antérieure de mandibule gauche, associée à un maxillaire et un dermopalatin ou ectoptérygoïde incomplet (BT 207a, Fig. 28).

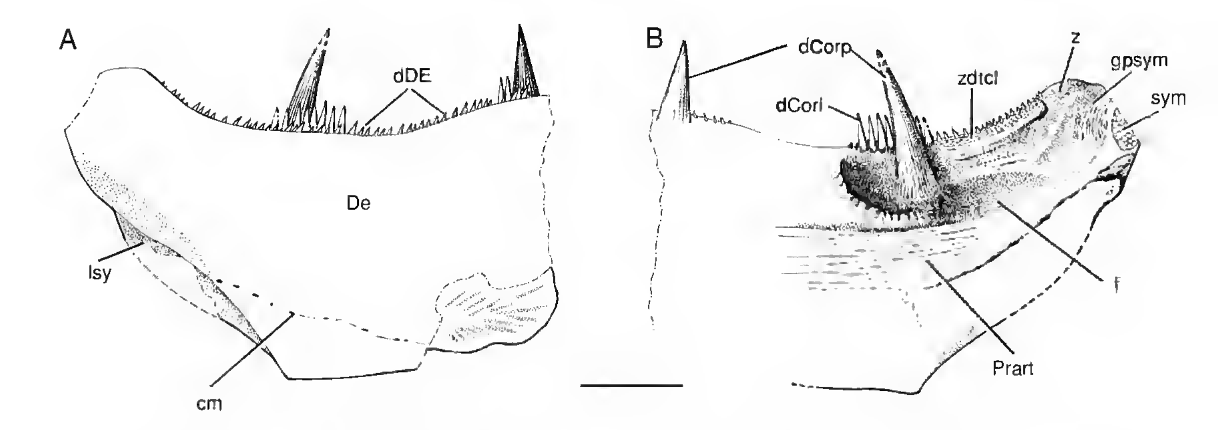


FIG. 29. — *Langdenia campylognatha* n.sp., Formation de Bac Bun, Lang Dèn, Trang Xa, province de Thái Nguyên, Viêt Nam. Reconstitution, fondée sur l'holotype (BT 207a, Fig. 28), de la partie antérieure de la mandibule gauche ; **A**, vue latérale ; **B**, vue médiale. **cm**, canal sensoriel mandibulaire ; **De**, dentaire ; **dCorl**, dent coronoïdienne latérale ; **dCorp**, croc coronoïdien principal ; **dDe**, dents portées par le dentaire ; **gpsym**, gorge pour la plaque parasymphysaire ; **f**, fosse précoronoïde; **lsy**, lame symphysaire ; **Prart**, préarticulaire ; **sym**, symphyse mandibulaire ; **z**, zone antérieure dépourvue de dents ; **zdtcl**, zone denticulée. Échelle : 10 mm.

LOCALITÉ-TYPE. — Canal du barrage hydroélectrique de Làng Dèn, près de Trang Xa, province de Thái Nguyên, Viêt Nam.

NIVEAU-TYPE. — Dévonien inférieur, Formation de Bac Bun.

ÉTYMOLOGIE. — Du grec *campylos*, courbe, et *gnathos*, mâchoire.

MATÉRIEL. — Holotype seul (BT 207a, Fig. 28).

DIAGNOSE. — Dipnomorphe dont l'extrémité antérieure de la mandibule présente une forte courbure dorsale et possède une couche de cosmine à pores fins ainsi que des dents coronoïdiennes très hautes et fines. Le préarticulaire est dépourvu de denticules, au moins dans sa partie antérieure.

DESCRIPTION ET DISCUSSION

L'holotype de *L. campylognatha* est une portion de mandibule gauche, proche de la région symphysaire, comme l'indiquent la légère concavité antéroventrale et un reste de la partie postérieure de la symphyse. Par la forte courbure de son bord dorsal, courbure que l'on retrouve, sur la face interne, au niveau du plancher coronoïdien, il évoque *Psarolepis romeri* Yu, 1998 de la Formation de Xitun du Groupe de Cuifengshan (Yunnan oriental). Le préarticulaire (tout au moins dans sa partie antérieure) ne présente aucun denticule, tout au plus quelques rides (Prart, Fig. 29B). Les coronoïdes portent des crocs très élevés, dépassant nettement le bord du dentaire, et ornés de fines rides longitudinales (dCorl, Fig. 29B). Le bord externe des coronoïdes porte une étroite zone denticulée (zdtcl, Fig. 29B), mais qui n'a pas l'importance de celle de *Youngolepis* (Chang 1991). Latéralement aux crocs coronoïdiens, ces denticules latéraux passent à des dents plus grandes et très fines (dCorl, Fig. 29B). En avant de cette zone denticulée, le bord du dentaire est dépourvu de dents (z, Fig. 29B), comme chez les porolepiformes et *Powichthys* (Ahlberg 1991). Postérieurement au premier croc coronoïdien, les dents portées par le dentaire sont petites et inclinées vers l'arrière (dDe, Fig. 29A). Enfin, le bord antérieur de cette mandibule est pourvu d'une très large gorge pour la plaque dentaire adsymphysaire (gpsym, Fig. 29B). Une partie de la symphyse mandibulaire est visible (sym, Fig. 29B). Par ces caractères, cette mandibule évoque plus celle d'*Holoptychius* (Jarvik 1972 : fig. 46) que celle de *Youngolepis* (Chang 1991 : fig. 10). Toutefois, par sa couverture de cosmine, cette mandibule est à exclure des holoptychiides. La cosmine qui couvre sa face externe (dentaire et infradentaire) peut être considérée comme étant de type « lisse », avec des pores très fins, contrairement à celle de *Psarolepis romeri* Yu, 1998 et de la forme

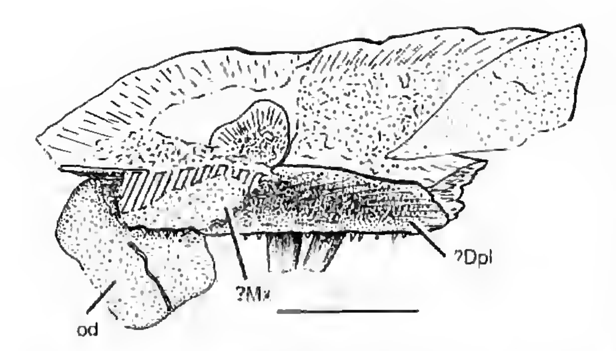


Fig. 30. — *Langdenia campylognatha* n.sp., Formation de Bac Bun, Lang Dèn, Trang Xa, province de Thái Nguyên, Viêt Nam. Dessin à la chambre claire des fragments crâniens associés à l'holotype. **?Dpl**, dermopalatin ? ; **?Mx**, maxillaire ? ; **od**, os dermique indéterminé, portant une *pit-line*. Échelle : 5 mm.

non nommée de Zhu & Schultze (1997) qui, toutes deux présentent une cosmine à pores inhabituellement larges. La surface de la cosmine du dentaire de *L. campylognatha* est seulement percée par une série de pores du canal sensoriel mandibulaire (cm, Fig. 29A). Sur le même bloc, et recouvrant en partie la face interne de cette mandibule, se trouve un ensemble d'os portant des dents, et qui semblent être une partie d'un maxillaire (?Mx, Fig. 30), associée à une partie du dermopalatin ou de l'ectoptérygoïde (?Dpl, Fig. 30), et dont les dimensions s'accordent avec celles de la mandibule décrite plus haut.

Notons également que Tong-Dzuy Thanh & Janvier (1990, pl. 7, fig. 9) ont signalé dans le gisement de Dông Mo une mandibule de sarcoptérygien qui diffère de celle de *Youngolepis* par sa courbure très accentuée et ses dents du dentaire légèrement penchées vers l'avant. Il est possible que cette mandibule, beaucoup plus petite que l'holotype de *L. campylognatha*, appartienne néanmoins à *Langdenia*. *Psarolepis* est considéré par Yu (1998) comme le groupe-frère de *Powichthys*, *Youngolepis* et des dipneustes, ce qui suggère que la présence d'une zone non dentée dans la partie antérieure du dentaire est un caractère général des dipnomorphes. Zhu & Schultze (1997), en revanche, font de leur forme non nommée (et à l'évidence très voisine, sinon congénérique de *Psarolepis*) le groupe-frère d'un ensemble comprenant les porolépiformes, onychodontiformes, actinistiens et tétrapodmorphes.

CONCLUSIONS

L'étude des faunes de vertébrés des formations de Si Ka, Bac Bun et Mia Lé de la coupe Lung Cô-Mia Lé a permis de mettre en évidence des différences notables par rapport aux autres gisements étudiés jusqu'alors dans le Bac Bo oriental (Tableau 1). Les quelques spécimens trouvés dans le Membre 2 de la Formation de Si Ka témoignent d'une faune assez semblable à celle que l'on rencontre autour de la limite entre les formations de Si Ka et de Bac Bun dans le reste du Bac Bo (*Yunnanolepis*, Youngolépididés). Néanmoins, la plupart des faunes de vertébrés de cette coupe proviennent du Membre 2 de la Formation de Bac Bun (Lochkovien supérieur), ainsi que de la base de la Formation de Mia Lé (Praguien), tandis que celles du Bac Bo oriental proviennent principalement de la limite entre les Formations de Si Ka et de Bac Bun (Lochkovien) ou de la base de la Formation de Khao Lôc (Lochkovien inférieur). Cette légère différence d'âge ne justifie pas une telle différence dans la composition faunique. La prédominance des pétalichthyides, par exemple, s'explique mieux par une différence dans l'environnement, nettement plus marin, mais aussi par un milieu de plus faible énergie, permettant la conservation de plaques particulièrement fragiles. De même, la rareté des galéaspides dans l'ensemble de cette coupe est sans doute liée aux conditions environnementales plus franchement marines. Outre le pétalichthyide *Tongdzuylepis vietnamensis*, qui en est l'élément le plus abondant, et l'antiarche *Minicrania*, la faune de vertébrés des formations de Bac Bun et de Mia Lé de cette coupe comprend plusieurs autres placodermes qui restent énigmatiques. Certains semblent cependant devoir être rapportés à un ou plusieurs brachythoracides primitifs. La présence d'un ptyctodonte est possible. À l'exception de *Minicrania*, connu ailleurs dans la Formation de Xishancun (Lochkovien) du Yunnan oriental et de la Formation de Khao Lôc (Lochkovien) à Tòng Vài, et de restes de galéaspides, aucun des éléments de cette faune n'est connu en Chine méridionale.

L'étude complémentaire du matériel de divers gisements, situés stratigraphiquement dans la

Pays	VIET NAM							CHINE (Yunnan oriental)	
Localité	Coupe de Lung Cô à Mia Lé			Tong Vai	Ban Nhuân	Dong Mo	Trang Xa	Qujing	
Formations	Si Ka	Bac Bun	Mia Lé					Xishancun	Xitun
GALEASPIDA									
Galeaspida gen. et sp. indet. 1			L6.4						
Galeaspida gen. et sp. indet. 2						Bac Bun	Bac Bun		
Bannhuanaspis vukhuci		?			SK/BB				
Laxaspis yulongssus				Khao Loc				+	
Polybranchiaspis liaojaoshanensis			Khao Loc				+	+	
PLACODERMI									
Acanthothoraci gen. et sp. indet. 1				Khao Loc				+	
Acanthothoraci gen. et sp. indet. 2				Khao Loc				+	
Yunnanolepidoidei gen. et sp. indet. 1				Khao loc	SK/BB				
Yunnanolepidoidei gen. et sp. indet. 2					SK/BB				
Yunnanolepis sp.	L1.10								
Yunnanolepis deprati						Bac Bun			
Yunnanolepis bacboensis						Bac Bun			
Yunnanolepis cf *Y. porifera*						? Si Ka			+
Yunnanolepis spinulosa					SK/BB				
Y. (Heteroyunnanolepis?) meemannae							Bac Bun		
Heteroyunnanolepis qujingensis				Khao Loc				+	
Zhanjilepis aspratilis				Khao Loc				+	+
Chuchinolepis dongmoensis		?			SK/BB		Bac Bun		?
Vanchienolepis langsonensis						Bac Bun			?
Minicrania sp.		L8.6	? L6.4						
Minicrania lissa				Khao Loc					
Ptyctodontida? gen. et sp. indet.		L8.6							
Petalychthyida gen. et sp. indet.		L3.4-6, L8.6	L6.4, 15-19				Bac Bun		
Tongdzuylepis vietnamensis		L3.4, L8.6	?L6.4			Mia Lé			
Phlyctaenii gen. et sp. indet	L1.10								
Arthrodira gen. et sp. indet.		L8.6							
ACANTHODII									
Climatiida gen. et sp. indet.							Bac Bun		
Nostolepis sp.							Bac Bun		
SARCOPTERYGII									
Youngolepididae gen. et sp. indet.	L1.10								
Youngolepis sp.					SK/BB				
Youngolepis praecursor				Khao Loc		Bac Bun	Bac Bun	+	+
Langdenia campylognatha						? Si Ka	Bac Bun		
Dipnoi gen. et sp. indet.							Bac Bun		
Sarcopterygii en. et sp. indet.							Bac Bun		

TABLEAU 1. — Répartition des vertébrés dans les gisements du Dévonien inférieur du Bac Bo et du Yunnan Oriental. Pour les vertébrés de la coupe de Lung Cô à Mia Lé, les numéros sont ceux des niveaux indiqués sur la Figure 2. Pour les autres localités du Bac Bo, la formation d'où proviennent les spécimens est indiquée (Sika, Bac Bun ou Mia Lé ; SK/BB, limite entre les formations de Si Ka et de Bac Bun). Les spécimens de la coupe de Lung Cô à Mia Lé décrits par Mansuy (1915) et attribués à *Bannhuanaspis* et *Chuchinolepis* sont indiqués ici dans la Formation de Bac Bun par des points d'interrogation.

Formation de Si Ka ou à la base de la Formation de Bac Bun au Bac Bo oriental et précédemment décrits, a permis de compléter leurs listes fauniques et de préciser certains points de la systématique des taxons qui les composent. La Formation de Khao Lôc, qui représente sans doute un faciès latéral plus marin de la Formation de Si Ka, présente les conditions idéales pour la conservation de formes à l'exosquelette fragile, comme les galéaspides ou de petits antiarches et arthrodires acanthothoracides. Ses niveaux de grès très fin et de schistes bitumineux, qui affleurent dans la région de Tòng Vài (province de Hà Giang), ont livré une seconde espèce de galéaspide, *Laxaspis yulongssus*, les antiarches *Heteroyunnanolepis qujingensis* et *Zhanjilepis aspratilis* et une nouvelle espèce d'antiarche, *Minicrania lissa* n.sp., très voisine de *M. lirouyi*, ce qui suggère une corrélation entre la base de cette formation et la Formation de Xishancun du Groupe de Cuifengshan (Lochkovien inférieur), au Yunnan oriental.

Les autres gisements révisés concernent soit le sommet de la Formation de Si Ka, soit la base de la Formation de Bac Bun et sont tous situés dans les provinces de Thái Nguyên et Lang Son (Bac Bo oriental). Le gisement de Ban Nhuân a, outre le galéaspide *Bannhuanaspis vukhuci* et des restes de *Youngolepis* sp., livré de nombreux restes d'antiarches répartis en au moins trois espèces : *Chuchinolepis dongmoensis*, *Yunnanolepis spinulosa* n.sp., et une espèce indéterminée, probablement nouvelle.

Un nouvel examen des restes d'exosquelette de galéaspides des gisements de Dông Mo et Trang Xa montre qu'aucun n'appartient au genre *Polybranchiaspis*. Enfin, le gisement de Trang Xa a livré un nouveau sarcoptérygien, *Langdenia campylognatha* n.sp. qui ressemble par certains caractères à *Psarolepis romeri* de la Formation de Xitun du Groupe de Cuifengshan au Yunnan oriental.

Remerciements

Les auteurs tiennent à remercier le Professeur Tong-Dzuy Thanh (Université nationale du Viêt Nam à Hanoï) pour son aide apportée à la réalisation des travaux de terrain et M. Lé Van Giang (Service Géologique du Viêt Nam) qui leur a confié pour étude les spécimens de Tòng Vài. Les travaux de terrain ont été financés par le Programme Vietnamien de Recherche Fondamentale en Sciences Naturelles et par le projet n° 5089/93 de la National Geographic Society. Photographies : D. Serrette. Réalisation graphique des Figures 1 et 2 : H. Lavina.

RÉFÉRENCES

Ahlberg P. E. 1991. — A re-examination of sarcopterygian interrelationships, with special reference to the Porolepiformes. *Zoological Journal of the Linnean Society* 103: 241-287.

Chang K. J. (Zhang G. R.) 1978. — Early Devonian antiarchs from Cuifengshan, Yunnan: 292, 293 [en chinois], *in Symposium on the Devonian System of South China, 1974*. Geological Press, Beijing.

Chang M. M. 1991. — Head exoskeleton and shoulder girdle of *Youngolepis*: 355-378, *in* Chang M. M., Liu Y. H. & Zhang G. R. (eds), *Early Vertebrates and Related Problems of Evolutionary Biology*. Science Press, Beijing.

Chang M. M. & Smith M. M. 1992. — Is *Youngolepis* a porolepiform? *Journal of Vertebrate Paleontology* 12: 294-312.

Chang M. M. & Yu X. B. 1984. — Structure and phylogenetic significance of *Diabolichthys speratus* gen. et sp. nov., a new dipnoan-like form from the Lower Devonian of eastern Yunnan, China. *Proceedings of the Linnean Society of New South Wales* 107: 171-184.

Chang M. M. & Zhu M. 1993. — A new Middle Devonian osteolepidid from Qujing, Yunnan. *Memoirs of the Association of Australasian Palaeontologists* 15: 183-198.

Dang Tran Huyên 1976. — Phat hien tentaculites Devon vung Dông Van và y nghia dia tang cua chung [Découverte et valeur stratigraphique de tentaculites dans la région de Dông Van]. *Sinh vât-dia hoc*, Hanoï 14 (2): 61-63 [en vietnamien].

Deprat J. 1915. — Études géologiques sur les régions du Haut Tonkin (feuilles de Pakha, Hagiang, Mapilo, Yenminh). *Mémoires du Service géologique de l'Indochine* 5-4 : 1-176.

— 1917. — L'exploration géologique de la partie du Yunnan comprise entre la frontière tonkinoise, le Kiyang Si et le Kwei-Tchéou. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences* 164 : 107-109.

Durand-Delga M. 1990. — L'Affaire Deprat. *Travaux du Comité français d'Histoire de la Géologie (COFRHIGEO)*, Paris 4 : 117-212.

Gross W. 1961. — *Lunaspis broilii* und *Lunaspis heroldi* aus dem Hunsrückschiefer (Unterdevon,

Rheinland). *Notizblatt der hessische Landesamt für Bodenforschung* 89: 17-43.

Heintz A. (1934). — A revision of the Estonian Arthrodira. Part 1. Family Homosteidae. *Arkhiv für die Naturkunde Estlands* 10 (4): 1-114.

Henry J.-L. 1994. — The trilobites of the "affaire Deprat". *Alcheringa* 18: 359-362.

Janvier P. 1990. — La structure de l'exosquelette des Galéaspides (Vertebrata). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, Paris 310 : 655-659.

— 1995. — The brachial articulation and pectoral fin in Antiarchs (Placodermi), *in* Arsenault M., Lelièvre H. & Janvier P. (eds), Studies on Early Vertebrates (VIIth International Symposium, Miguasha Parc, Québec), *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, Paris, série 4, 17 C (1-4) : 143-161.

— 1996. — *Early Vertebrates*. Oxford University Press, Oxford, 393 p.

Janvier P., Pham Kim Ngan & Ta Hoa Phuong 1996. — Une faune de vertébrés de type « sud-chinois » dans le Dévonien inférieur de la basse Rivière Noire (Song Da), Viêt Nam. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, Paris 323 (IIa) : 539-546.

Janvier P., Tong-Dzuy Thanh & Ta Hoa Phuong 1993. — A new Early Devonian galeaspid from Bac Thai Province, Vietnam. *Palaeontology* 36: 297-309.

Jarvik E. 1972. — Middle and Upper Devonian Porolepiformes from East Greenland with special reference to *Glyptolepis groenlandica* n.sp., and a discussinn on the structure of the head in the Porolepiformes. *Meddelelser om Grønland* 187: 1-307.

Jessen H. 1966. — Die Crossopterygier des Oberen Plattenkalkes (Devon) des Bergisch-Gladbach-Paffrather Mulde (Rheinisches Schiefergebirge) unter Berücksichtigung von amerikanischem und europäischem *Onychodus*-Material. *Arkiv för Zoologi* 18: 305-389.

Lantenois H. 1928. — *Note au sujet des travaux de M. J. Deprat, sur la géologie du Yunnan et de l'Indochine publiés dans les Comptes Rendus de l'Académie des Sciences à Paris et dans les Bulletins du Service Géologique de l'Indochine à Hanoï*. Manuscrit inédit, Archives du Collège de France, 14 p.

Lelièvre H. 1984. — *Antineosteus lehmani*, n.g., n.sp., nouveau Brachythoraci du Dévonien inférieur du Maroc présaharien. *Annales de Paléontologie* 70 : 115-158.

Liu Y. H. 1963. — On the Antiarchi from Chutsing. *Vertebrata PalAsiatica* 7: 39-46 [en chinois avec résumé anglais].

— 1965. — New Devonian agnathans of Yunnan, *Vertebrata PalAsiatica* 9: 125-134 [en chinois avec résumé anglais].

— 1973. — On the new forms of Polybranchiaspiformes and Petalichthyida from Devonian of Southwest China. *Vertebrata PalAsiatica* 11: 132-143 [en chinois avec résumé anglais].

— 1975. — Lower Devonian agnathans of Yunnan and Sichuan. *Vertebrata PalAsiatica* 13: 215-223 [en chinois avec résumé anglais].

— 1991. — On a new petalichthyid, *Eurycaraspis incilis* gen. et sp. nov. (Placodermi, Pisces) from the Middle Devonian of Zhanyi, Yunnan: 139-178, *in* Chang M. M., Liu Y. H. & Zhang G. R. (eds), *Early Vertebrates and Related Problems of Evolutionary Biology*. Science Press, Beijing.

Mansuy H. 1915. — Contribution à l'étude des faunes de l'Ordovicien et du Gothlandien du Tonkin. *Mémoires du Service géologique de l'Indochine* 4 : 1-322.

Pan J. 1987. — Galeaspida: 57, 58, *in* Pan J., Huo F. C., Cao J. X., Gu Q. C., Liu S. Y., Wang J. Q., Gao L. D., & Liu C. (eds), *Continental Devonian System of Ningxia and its Biotas*. Geological Publishing House, Beijing.

— 1992. — *New Galeaspids (Agnatha) from the Silurian and Devonian of China*. Geological Publishing House, Beijing, 77 p.

Pan J. & Dineley D. 1988. — A review of early (Silurian and Devonian) vertebrate biogeography and biostratigraphy of China. *Proceedings of the Royal Society of London* B 235: 29-61.

Pan J. & Ji S. 1993. — First discovery of Middle Devonian galeaspids in China. *Vertebrata PalAsiatica* 31(4): 304-307 [en chinois avec résumé anglais].

Paris F., Ta Hoa Phuong & Baudu V. 1993. — Découverte de chitinozoaires et de scolécodontes dans l'Emsien du Viêt Nam (coupe de Dông Van-Nho Quê, province de Hà Giang). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte* 10: 596-606.

Pham Dinh Long 1973. — Tim hieu dia tâng Devon trong doi Ha Lang Cao Bang [étude de la stratigraphie du Dévonien dans la région de Ha Lang, province de Cao Bang]. *Dia chât* 106: 1-7 [en vietnamien].

Ritchie A., Wang S. T., Young G. C. & Zhang G. R. 1992. — The Sinolepidae, a family of antiarchs (Placoderm fishes) from the Devonian of South China and Eastern Australia). *Records of the Australian Museum* 44: 319-370.

Stensiö E. A. 1969. — Elasmobranchiomorphi, Placodermata, Arthrodires: 71-692, *in* Piveteau J. (ed.), *Traité de paléontologie*, volume 4(2). Masson, Paris.

Ta Hoa Phuong 1994. — New discovery of Devonian and Lower Carboniferous pelagic fossils in Dong Van area (Hà Giang Province, Vietnam): 62-68, *in* Angsuwathana P., Wongwanich T., Tansathien W., Wongsomsak S. & Tulyatid J. (eds), *Proceedings of the International Symposium on Stratigraphic Correlation of Southeast Asia*. Department of Mineral Resources, Bangkok.

Ta Hoa Phuong, Baudu-Suire V. & Lê Van Giang 1996. — Scolecodonts from the Ban Thang formation (Lower Devonian) in Khao Lôc-Quan Ba area,

Hà Giang Province (Vietnam). *Journal of Geology (Dia Chât)* 7-8: 121-126.
Tông-Duy Thanh (ed.) 1986. — *Hê Devon o Viêt Nam* [Le Dévonien du Viêt Nam]. Nxb Khoa hoc và ky thuât, Hanoï, 141 p. [en vietnamien].
— 1993. — Major features of Devonian stratigraphy in Vietnam, with remarks on paleobiogeography. *Journal of Geology (Geological Survey of Vietnam)* 1993 B, 1-2: 3-18.
Tong-Dzuy Thanh (Tông Duy Thanh) & Janvier P. 1987. — Les vertébrés Dévoniens du Viêt Nam. *Annales de Paléontologie (Vertébrés-Invertébrés)* 73 (3) : 165-194.
— 1990. — Les vertébrés du Dévonien inférieur du Bac Bo oriental (provinces de Bac Thaï et Lang Son, Viêt Nam). *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, Paris, série 4, C 12 (2) : 143-223.
— 1994. — The early Devonian vertebrate fauna from Trang Xa (Bac Thai, Viet Nam), with remarks on the distribution of the vertebrates in the Song Cau Group. *Journal of South East Asian Earth Sciences* 10: 235-243.
Tong-Dzuy Thanh, Janvier P., Ta Hoa Phuong & Doan Nhat Truong 1995. — Lower Devonian biostratigraphy and vertebrates of the Tong Vai Valley (Hà Giang Province, Vietnam). *Palaeontology* 38(1): 169-186.
Tong-Dzuy Thanh & Ta Hoa Phuong 1994. — New data for correlation of Early Devonian bearing the *Euryspirifer tonkinensis* fauna in Vietnam and South China. *Subcommission on Devonian Stratigraphy, Newsletter* 11: 69.
Walcott C. D. 1892. — Preliminary note on the discovery of a vertebrate fauna in the Silurian (Ordovician) strata. *Bulletin of the Geological Society of America* 3: 153-172.
Wang N. Z. & Wang S. T. 1982. — A new Agnatha and its sensory systematic variation. *Vertebrata PalAsiatica* 20(4): 276-281 [en chinois avec résumé anglais].
Wang Z. S. 1994. — New discovery of yunnanolepids – *Heteroyunnanolepis qujingensis* gen. et sp. nov. *Vertebrata PalAsiatica* 32(1): 21-31 [en chinois avec résumé anglais].
Young G. C. 1978. — A new Early Devonian petalichthyid fish from the Taemas/Wee Jasper region of New South Wales. *Alcheringa* 2 : 103-116.
Young G. C. & Zhang G. R. 1992. — Structure and function of the pectoral joint and operculum in antiarchs, Devonian placoderm fishes. *Palaeontology* 35(2): 443-464.
Yu X. B. (1998). — A new porolepiform-like fish, *Psarolepis romeri* gen. et sp. nov. (Sarcopterygii, Osteichthyes) from the Lower Devonian of Yunnan, China. *Journal of Vertebrate Paleontology* 18(2): 261-274.
Zhang G. R. 1978. — [The antiarchs from the Early Devonian of China]. *Vertebrata PalAsiatica* 16 : 147-186 [en chinois avec résumé anglais].
Zhu M. 1991. — New information on *Diandongpetalichthys* (Placodermi: Petalichthuida): 179-194, *in* Chang M. M., Liu Y. H. & Zhang G. R. (eds), *Early Vertebrates and Related Problems of Evolutionary Biology*. Science Press, Beijing.
— 1996. — The phylogeny of the Antiarcha (Placodermi, Pisces), with the description of Early Devonian antiarchs from Qujing, Yunnan, China. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, Paris, série 4, C 18 (2-3) : 233-347.
Zhu M. & Janvier P. 1996. — A small antiarch, *Minicrania lirouyii* gen. et sp. nov., from the Early Devonian of Qujing, Yunnan (China), with remarks on antiarch phylogeny. *Journal of Vertebrate Paleontology* 16(1): 1-15.
Zhu M. & Schultze H.-P. 1997. — The oldest sarcopterygian fish. *Lethaia* 30: 293-304.
Zhu M. & Wang J. 1996. — A new macropetalichthyid from China, with special reference to the historical zoogeography of the Macropetalichthyidae (Placodermi). *Vertebrata PalAsiatica* 34(4): 252-268 [en chinois avec résumé anglais].

Soumis pour publication le 9 septembre 1997 ;
accepté le 15 septembre 1998.

New anatomical information on *Holonema* (Placodermi) based on material from the Frasnian Gogo Formation and the Givetian-Frasnian Gneudna Formation, Western Australia

Kate TRINAJSTIC
Department of Geology and Geophysics, University of Western Australia,
Stirling Hwy, Nedlands 6009, Western Australia (Australia)
ktrinajs@mail.geol.uwa.edu.au

Trinajstic K. 1999. — New anatomical information on *Holonema* (Placodermi) based on material from the Frasnian Gogo Formation and the Givetian-Frasnian Gneudna Formation, Western Australia. *Geodiversitas* 21 (1) : 69-84.

KEY WORDS
Holonema westolli,
vertebrae,
scales,
Gogo,
Gneudna,
Devonian,
Australia.

ABSTRACT
Additional specimens of the arthrodire *Holonema westolli* Miles, 1971 from the Late Devonian Gogo Formation, Canning Basin, Western Australia enables elements from the post-thoracic armour – namely the vertebral column, the pelvic girdle, the pelvic fins and the squamation – to be described. The species diagnosis is improved by including this new anatomical information. Comparison of *H. westolli* scales with isolated scales recovered from the upper beds of the Gneudna Formation permits these isolated scales to be referred to the species *H. westolli*. Interspecies differentiation in scale ornamentation allows the identification of *Holonema* species on the basis of scale morphology in the absence of body plates.

MOTS CLÉS
Holonema westolli,
vertèbres,
écailles,
Gogo,
Gneudna,
Dévonien,
Australie.

RÉSUMÉ
Nouvelles données anatomiques sur Holonema *de la Formation Gogo (Frasnien) et de la Formation Gneudna (Givétien-Frasnien) d'Australie occidentale.*
La découverte de nouveaux individus de l'arthrodire *Holonema westolli* Miles, 1971 dans la formation dévonienne Gogo dans le bassin Canning, en Australie occidentale, a permis la description d'éléments vertébraux des régions abdominale et caudale antérieure, ainsi que des éléments dermiques, pelviens et des écailles. La diagnose spécifique est amendée en conséquence. La comparaison intraspécifique à partir des écailles de *H. westolli*, permet l'identification de différentes espèces d'*Holonema* en l'absence d'éléments dermiques significatifs.

INTRODUCTION

Placoderm plates have been important elements in biostratigraphic studies (Young 1974; Lelièvre *et al.* 1986), however the numerous micro-vertebrate remains have proved difficult to identify, and thus their biostratigraphic use has been limited. Although scale cover is known in all placoderm orders except the Phyllolepida it is rarely preserved (Denison 1978). This makes reliable identification of forms difficult in deposits where only isolated scales are recovered, with many placoderm scales being referred to the "bucket" genus "*Ohioaspis*" Wells, 1944. Recently attempts have been made to classify isolated scales and subdivide the genus "*Ohioaspis*." Turner & Murphy (1988) suggested Australian scales classified as *Ohioaspis* may in fact be buchanosteid scales. Burrow (1996) has identified ten placoderm scales and erected two new Early Devonian form taxa, *Kadunglepis serrata* Burrow, 1996 and *Jerulalepis picketti* Burrow, 1996 based on their distinctive ornament and histology, from the Trundle Beds, Gleninga Formation and Jerula Formation of NSW Eastern Australia. Only recently in Australia have isolated scales been related to articulated plates. These descriptions, in addition to placoderm scales already known from northern hemisphere sites (Table 1), presents the possibility that in the future, placoderm body scales may be useful biostratigraphic indicators for Devonian sequences.

One of the most urgent tasks in achieving the full biostratigraphic potential of placoderm scales is the description of known taxa with scale cover. It is therefore the aim of this paper to describe the scales of the Devonian holonematid, *H. westolli* Miles, 1971 from the Gogo Formation, Western Australia, thus providing a uniform reference for the identification of isolated *Holonema* scales from the Devonian. Although this species is well-known from excellently preserved head and thoracic armour (Miles 1971), the vertebral

		EUROPE	AUSTRALIA	CHINA	MIDDLE EAST	USA
DEVONIAN	Fam		Remigolepis	Remigolepis		S. kepleri
	Fras	H. radiatum	H. westolli		H. radiatum	
	Giv	A. magna; Ptetichyodes	B. gippslandiensis; B. cullodenensis; B. fergusoni			Ohioaspis
	Eif	Ohioas; Actinolepis tuberculata	australianum; Wuttagoonaspis			
	Ems	Lunaspis; Gemuendina; Buchanosteid	Goodradigbeeon	Lunaspis	Stensioella; Buchanosteid	
	Pra	A. spinosa	Ohioaspis	Buchanosteid		
	Loch		Kadunglepis serrata; Jerulalepis picketti; Buchanosteid			

TABLE 1. — Stratigraphic distribution of some Devonian placoderms in which the squamation is known.

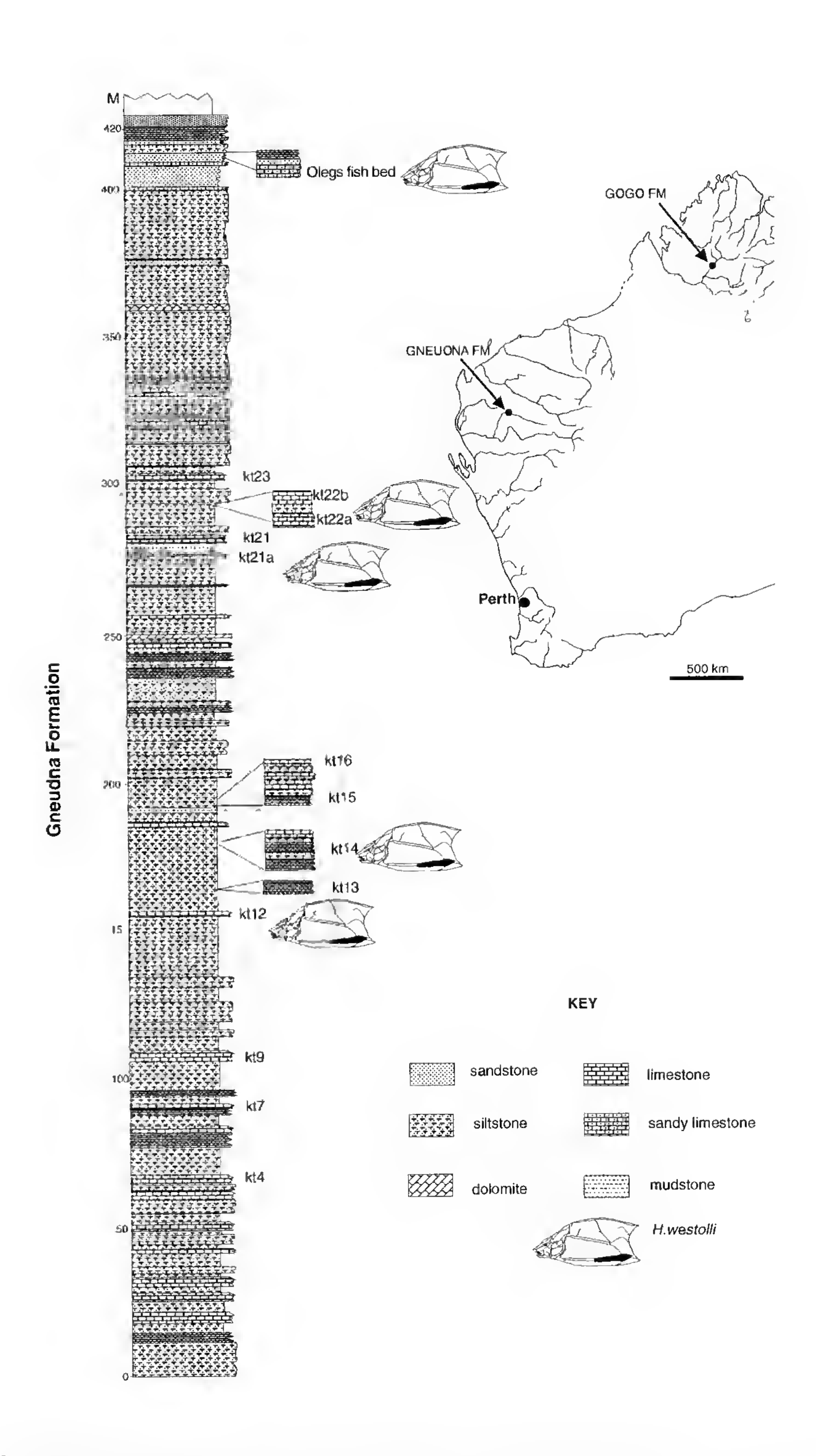


FIG. 1. — Stratigraphic column indicating the beds in which *Holonema westolli* occurs in the Gneudna Formation and map of Western Australia showing the location of the Gneudna Formation and the Gogo Formation.

column, pelvic girdle and squamation, have until now, remained unknown. From this description it is hoped that a reliable identification and taxonomic study of isolated placoderm scales from the Gneudna Formation, Carnarvon Basin, Western Australia will be made (Fig. 1).

MATERIALS AND METHOD

The study is based on two specimens of *H. westolli* from the Frasnian Gogo Formation, Western Australia, and isolated scales from the late Givetian-early Frasnian Gneudna Formation, Williambury Station, Western Australia. All specimens described in this paper are deposited in the palaeontology collections of the Western Australian Museum (WAM), Perth, Western Australia.

WAM 95.6.111 (in part and counterpart) (Figs 2A, B, 4A, B): the only plate preserved from the body armour is an undistorted posterior region of the posterior ventrolateral plate (PVL, Fig. 4A). The vertebral column seems to have been pushed through the skin and is suggestive of dorsal ventral flattening prior to nodule formation. The specimen is approximately symmetrical about the sagittal section and in cross section approximates the real body. Two pelvic bones, and squamation showing the pelvic fin outline are also preserved.

WAM 96.12.2 consists of an incomplete vertebral column, part of the squamation and one pelvic bone.

WAM 97.7.1 consists of ten isolated scales from Beds 22 and OFB (Olegs Fish Bed) from the Gneudna Formation.

WAM 97.7.2. is a single scale from Bed 22 of the Gneudna Formation.

WAM 97.7.3. is a single scale from Bed 14 of the Gneudna Formation.

All specimens were acid prepared in 10% acetic acid (Rixon 1979) except for part A of specimen 95.6.111 which has been set in resin. Scales and vertebral elements described in this paper come from the residue of limestone samples treated with acetic acid. Scanning electron micrographs were taken on a Philips 505 scanning electron microscope.

SYSTEMATIC DESCRIPTION OF SQUAMATION AND POST-THORACIC ARMOUR SKELETON

Family HOLONEMATIDAE Obrutchev, 1932
Genus *Holonema* Newberry, 1889

Holonema westolli Miles, 1971

HOLOTYPE. — WAM 70.4.243 a complete body armour of 35 cm with tooth plates from the Frasnian, Gogo Formation, Gogo Station, Western Australia. The holotype has been figured photographically in Miles (1971, fig. 73).

DESCRIPTION OF POST-THORACIC ARMOUR

Vertebral column

(Figs 2A, B, 3A-G, 4A, B, 5A-C)

The vertebral column of *H. westolli*, comprises opposed, paired, perichondrally ossified neural and haemal elements with no spines, which sit upon an unrestricted notochord. Unlike the other Gogo placoderms, such as *Torosteus* Gardiner *et* Miles, 1990, where the two neural arches and two haemal arches are fused (Denison 1978), the vertebral elements of *H. westolli* remain unattached, although closely opposed, along the length of the vertebral column. Regional variation is seen in the vertebral column of WAM 95.6.111 with twenty-four anterior vertebral elements and a minimum of eighteen caudal vertebral elements distinguished (Figs 2B, 5C). The caudal elements start at the posterior margin of the pelvic fins. There is a short transition zone at the level of the pelvic fins. The lateral cavity on the anterior vertebral elements (Figs 3A-E, 4B) is wide and becomes narrower towards the caudal region (Figs 2A, 3G). The paired abdominal vertebral elements comprise thin plates of transversely arched bone (Figs 2B, 3A-E). There is a thin flange (fln) of bone that projects medially from the left and right elements (Figs 3A, D, G). The left and right boney flanges are closely opposed but do not fuse (Fig. 2A, B). On the internal medial surface is a shallow groove (grv, Fig. 3A, B, D, H) for the nerve cord. Anteriorly and posteriorly there seems to be articulation surfaces on the vertebral elements (Fig. 3E). It cannot be ascertained

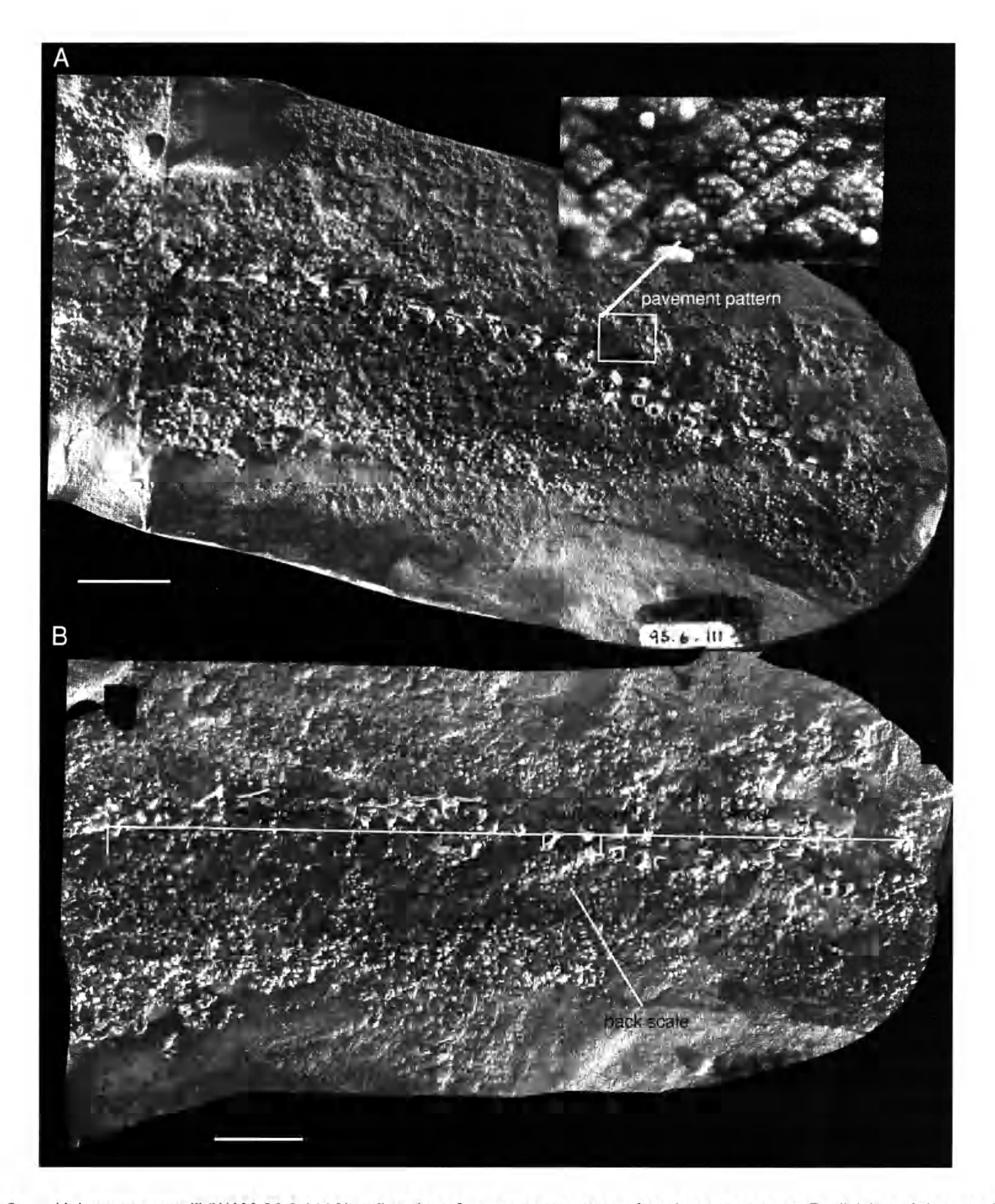


FIG. 2. — *Holonema westolli* (WAM 96.6.111A), tail region; **A**, pavement pattern of scale arrangement; **B**, division of the vertebral column and position of large dorsal back scale. Scale bars: 2 cm.

with certainty whether these articulation surfaces provided articulation between vertebral elements or were the sites of attachment for cartilaginous neural and haemal spine elements. The caudal vertebrae also have a central medially projecting flange of bone (fln, Fig. 3G). The flange of bone is more developed in the caudal vertebral elements than in the anterior vertebral elements, but like the anterior vertebral elements the flanges of the right and left elements do not fuse.

Remarks. In *H. westolli*, it appears that there were no neural and haemal spines on the anterior vertebral elements. A similar condition is seen in the vertebral elements immediately below the

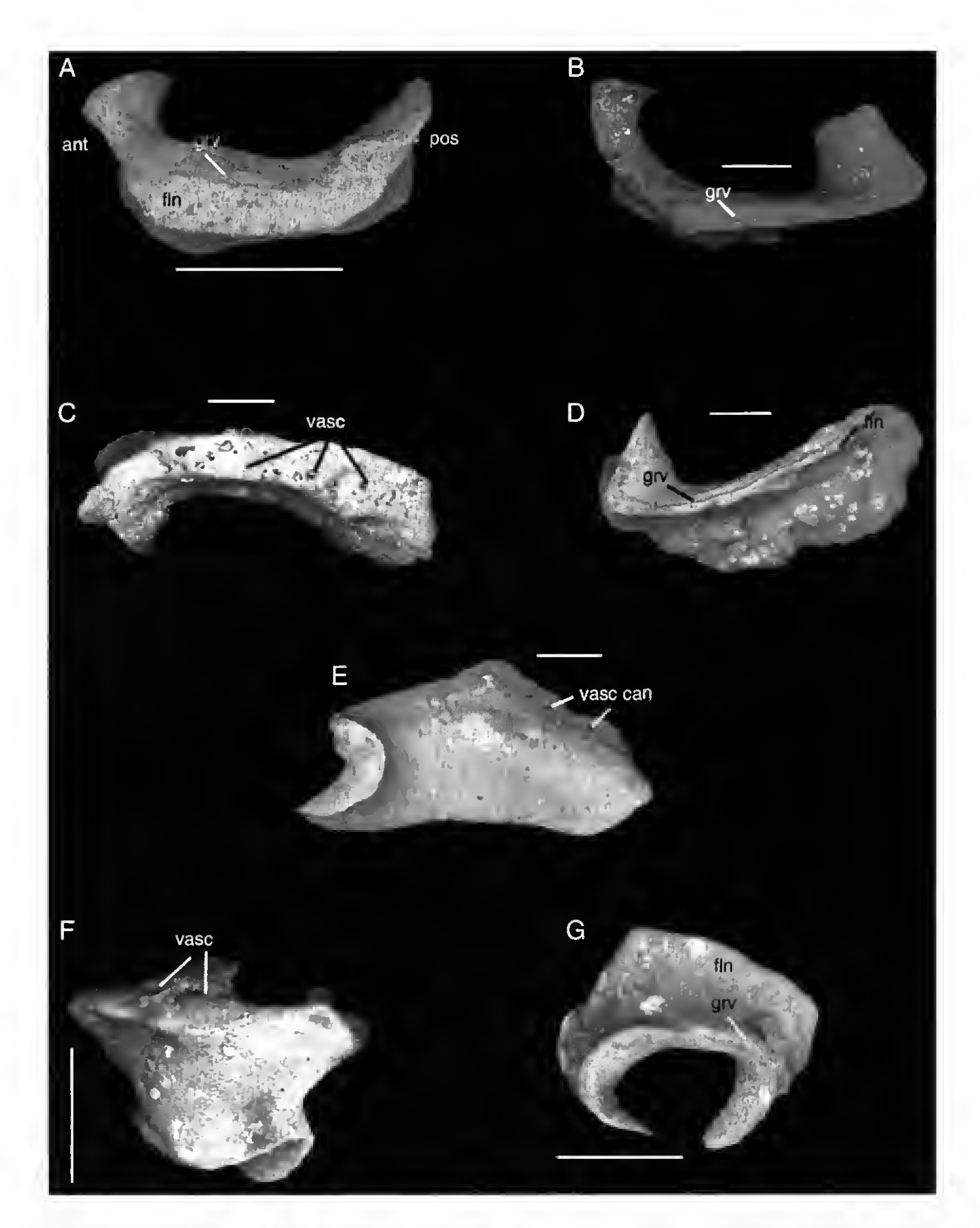


Fig. 3. — *Holonema westolli*. **A-E**, WAM 96.12.2, abdominal vertebral elements; **F-G**, BMNH (unregistered), caudal vertebral elements; **ant**, anterior; **fln**, flange of bone; **grv**, groove for nerve cord; **pos**, posterior; **vasc**, **vasc can**, vascular canal. Scale bars: 1 mm.

median dorsal plate in *Incisoscutum ritchiei* (Dennis *et* Miles, 1981). However, the abdominal and caudal vertebrae of *Incisoscutum ritchiei* do possess neural and haemal spines. In *Coccosteus cuspidatus* Miles *et* Westoll, 1968 (fig. 48), *Eastmanosteus calliaspis* Dennis-Bryan, 1987 and *Compagopiscis croucheri* Gardiner *et* Miles, 1994 the neural and haemal arches of the body region are fused into perichondrial ossified spines. It is suggested that there were cartilaginous neural and haemal spines in the caudal region of *H. westolli* as there is considerable narrowing of the lateral cavity in the caudal region suggesting different muscular attachment from the anterior region of

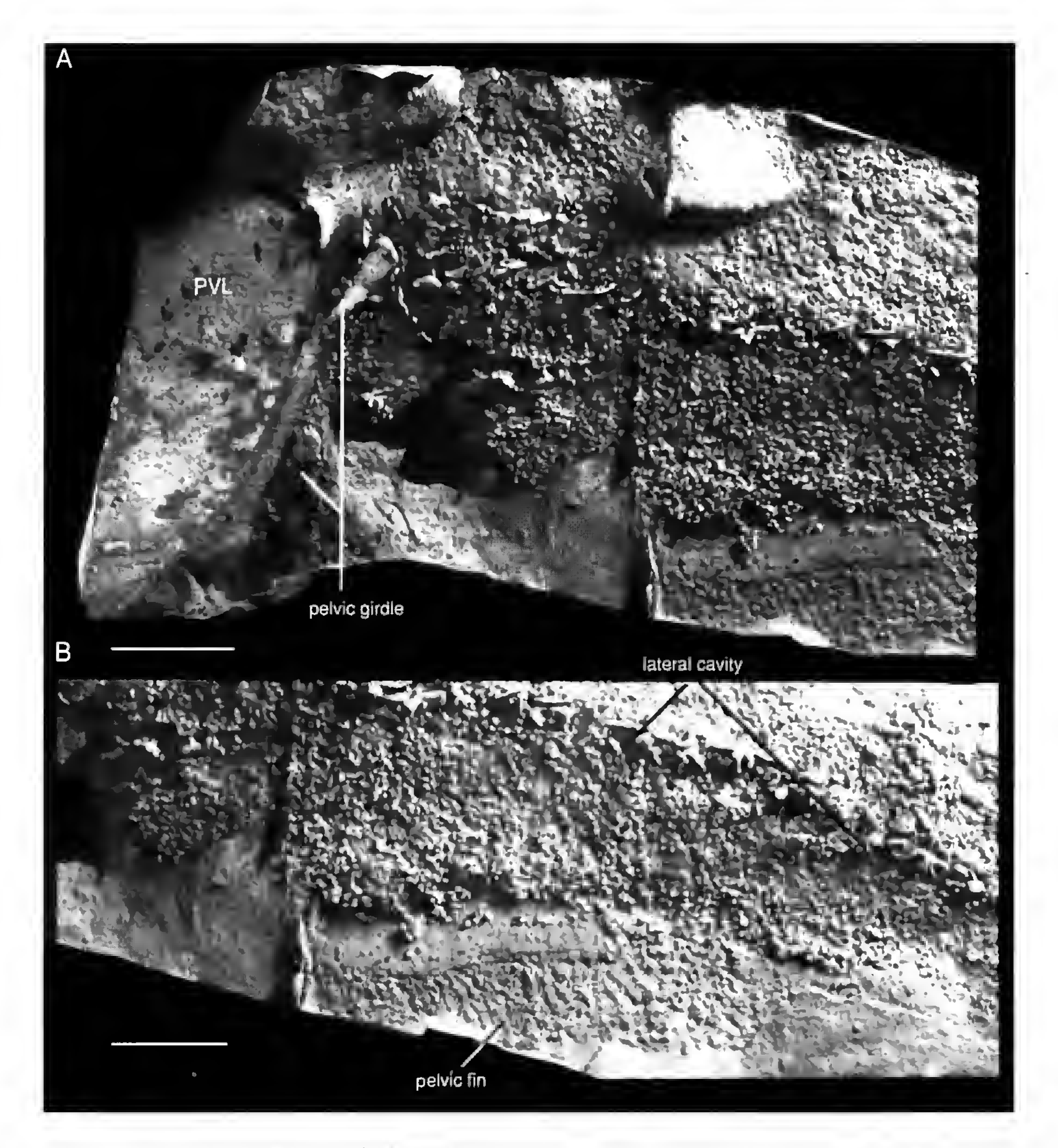


FIG. 4. — *Holonema westolli* (WAM 96.6.111A); **A**, posterior region of the trunk armour showing the relationship of the pelvic girdle to the PVL (Posterior ventro-lateral plate); **B**, outline of the pelvic fin and scale rows along the pelvic fin. Scale bars: 2 cm.

the vertebral column. The presence of neural spines in the caudal region would provide increased mechanical leverage for muscles in the tail which are important when acceleration of the tail is greater than acceleration in the body.

Pelvic girdle and fins (Figs 4A, B, 5A-C)
The bony, pelvic girdle of *H. westolli* (95.6.111) consists of broad, left and right lateromedially flattened iliac processes lying immediately behind the posterior ventrolateral plate (Fig. 4A). The iliac processes taper sigmoidally and project posterodorsally (Fig. 4A). The left process appears to be reversed, whereas the right process appears to be in the position held during life, where they would have been joined in the midline.

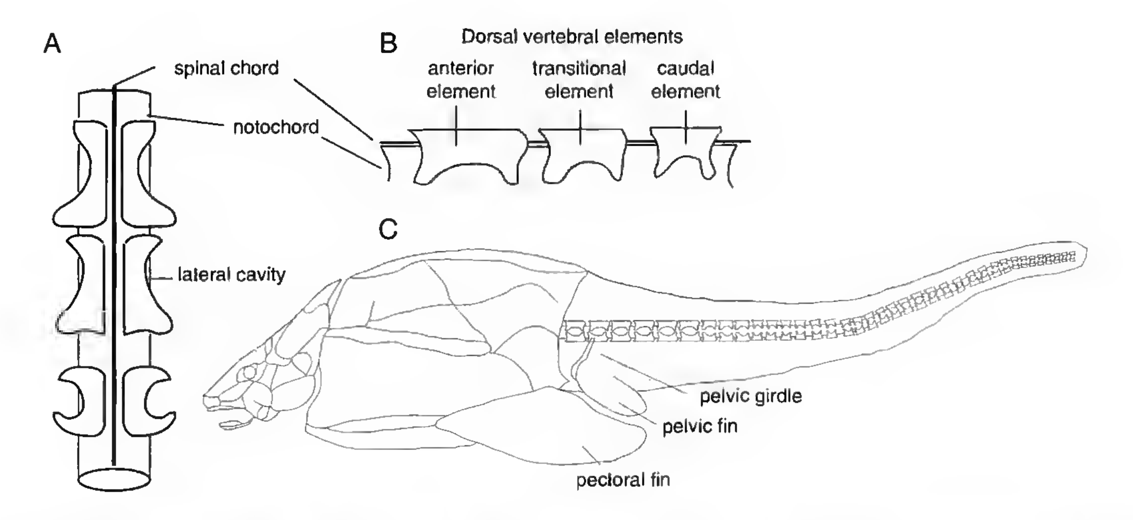


FIG. 5. — *Holonema westolli* (WAM 96.6.111A); **A**, reconstruction of the vertebral elements in dorsal view; **B**, reconstruction of the vertebral elements in lateral view; **C**, reconstruction showing the position of the vertebral elements, the pelvic girdle and the pelvic and pectoral fins.

The outline of the pelvic fins is preserved in WAM 95.6.111 (Fig. 4B). They appear semicircular in outline, resembling the condition in Stensioellida and Rhenanida (Denison 1978). As in Rhenanida, the pelvic fins are positioned close behind the large pectoral fins (Fig. 5C). The pelvic fins are covered with scales on both the dorsal and ventral sides. The scales decreased in size proximo-distally as in *Rhamphodopsis* Watson, 1934 and *Rhynchodus* Newberry, 1873. No fin radials have been preserved in either specimen of *H. westolli* however, the scales seem to be arranged in approximately thirty proximo-distal rows (Fig. 4B).

Remarks. The position of the pelvic elements immediately behind the posterior ventral plate is suggestive of the pelvic fins being closely situated behind the pectoral fins. This position is further forward than in earlier reconstructions of *H. westolli* (Long 1991a, 1995) and is seen in *Sigaspis* Goujet, 1973 where it is considered by Denison (1978) to represent the less derived condition. The absence of a basal plate in *H. westolli* is unlike the condition in the eubrachythoracid arthrodires where a perichondrially ossified basal plate is seen in *Camuropiscis* Dennis *et* Miles, 1979 *Coccosteus cuspidatus* Miles *et* Westoll, 1968, *Incisoscutum ritchiei* (Dennis *et* Miles, 1981) and *Fallacosteus* Long, 1988. The absence of a perichondrially ossified basal plates is also considered to represent the less derived condition (Long 1988).

The presence of scales on both the dorsal and ventral sides of the pelvic fins and the arrangement of the scales into proximo-distal rows in *H. westolli* is similar to the condition noted in *Rhamphodopsis* and *Rhynchodus* by Stensiö (1969). Stensiö (1969) noted the similarity of this pattern to the segments of diverse lepidotrichia seen in teleostomes.

Dorsal fins

There appears to be no evidence of a dorsal fin having being present in *H. westolli*. The submedian dorsal plate is absent and there appears to be no articulation preserved which would have attached fin radials to the vertebral column. There is also no evidence of fin rays or scales in the dorsal area suggestive of a fin. In addition there are several large rectangular scales which appear to have covered the area directly above the vertebral column (Fig. 2B and see description of scale type 2 below). These scales have a flat base, although they lack the tent-like structure of dorsal ridge plates. Similar, large rectangular scales are found in *Holonema radiatum* Obruchev, 1932 (= *Artenolepis golshanii* Janvier, 1974). In placoderms the presence of dorsal ridge plates tends to indicate the absence of a dorsal fin (Denison 1978).

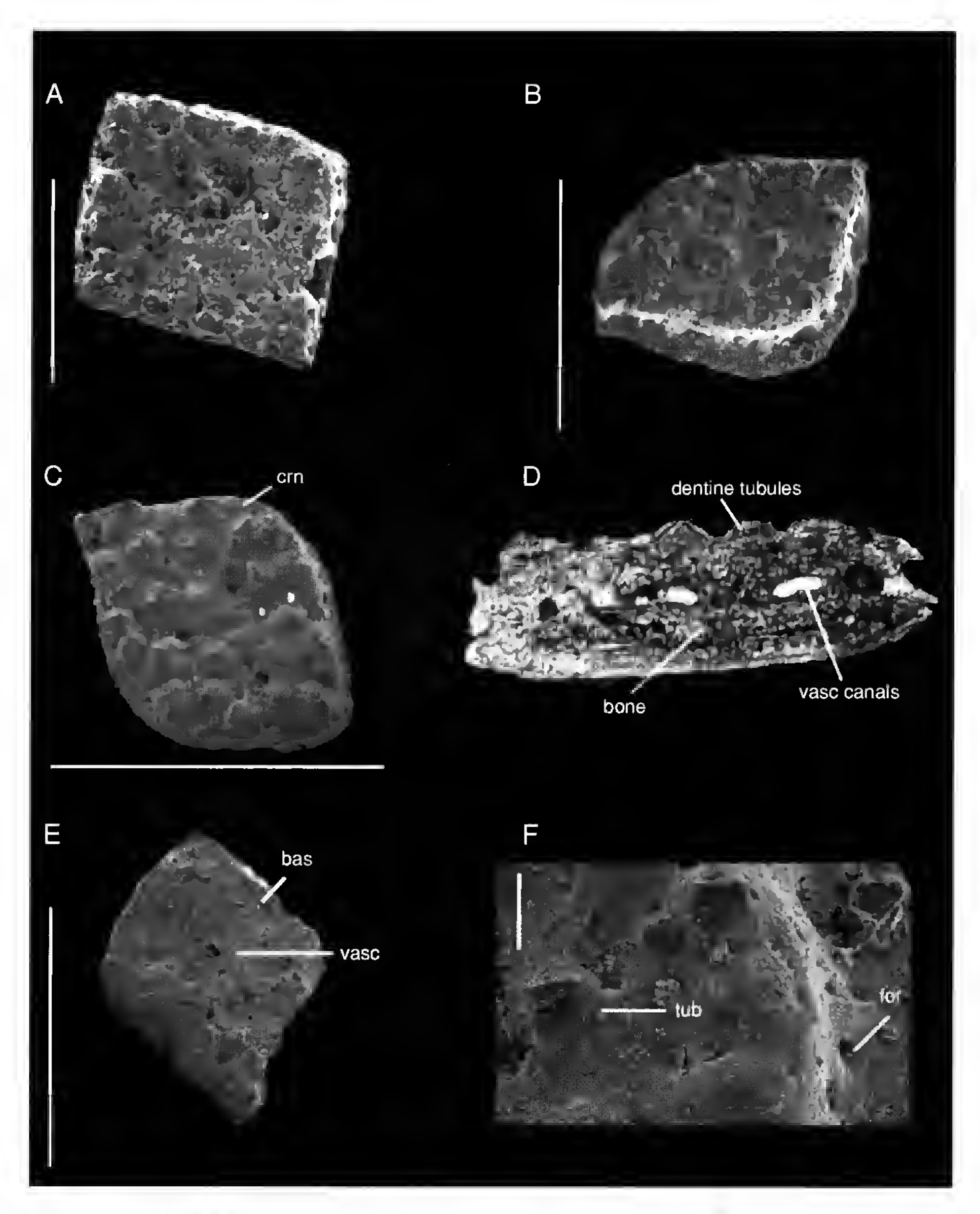


FIG. 6. — *Holonema westolli* (WAM 96.12.2): **A**, anterior body scale in crown view; **B**, lateral line scale in crown view; **C**, caudal scale in crown view; **D**, lateral thin section of anterior body scale; **E**, caudal scale in basal view; **F**, ornament of a caudal scale; **bas**, base of scale; **crn**, crown; for. foramina; **tub**, tubule; **vasc**, vasc canals, vascular canal; Scale bars: A-E, 1 mm; F, 0.01 mm.

Caudal fin (Fig. 2A, B)
The caudal fin of *H. westolli* is incompletely preserved. An impression of the anterior portion of the fin can be determined, however this gives little indication of the shape. The vertebral elements in the caudal region appear to turn upwards towards the dorsal lobe (Fig. 2A, B). There appears to be no fin radials preserved.

Remarks. The caudal fin is interpreted as being heterocercal because the posterior caudal vertebrae turn upward towards the dorsal lobe, however these vertebral elements may merely be displaced in this position. In the eubrachythoracids, the tail is slightly heterocercal with the hypochordal lobe

indicated by an elongation in the haemal spines at the base of the tail (Denison 1978).

SCALE DESCRIPTION

Scale type 1 (Fig. 6A-F)

The body behind the trunk shield is covered by small, rhombic, non-overlapping scales arranged in a pavement pattern (Fig. 2A). The anterior body scales are 1.3 mm long, 1.0 mm wide and 0.2 mm high (Fig. 6A). The scales decrease in size caudally (Fig. 6C) and towards the fin margins as in *Remigolepis* Stensiö, 1931 (Stensiö 1931). There are polygonally-shaped scales at the pelvic fin bases and these change to diamond shaped scales towards the fin margins. The crowns and bases of most scales are the same size with narrow grooves separating them (Fig. 6A, C). In addition there are a small number of quadrangular scales with a distinct neck, the base being wider than the crown (Fig. 6B). Similarly shaped scales from *H. radiatum* have been interpreted as lateral line scales (Goujet, pers. comm. 1997). The crown of each scale is covered with a variable number of sloping smooth tubercles placed well apart (Fig. 6F). The slope of each tubercle is uniformly orientated in a dorso-caudal direction with the caudal margin twice as high as the anterior margin (Fig. 6F). The tubercles of anterior scales are more closely positioned than caudal scales. The basal margin of the tubercles have a scalloped outline. The tubercles are incised anteriorly by up to six grooves separated by four ridges (Fig. 6F). Between the tubercles are numerous foramina which do not penetrate the convex, bony base (Fig. 6A-C, E-F). The side faces of the scales are always concave with numerous openings for vascular canals. There is a large vascular opening on the basal face of the scale with a variable number, up to ten, smaller vascular openings surrounding it (Fig. 6E). The vascular openings are usually located in the central part of the base.

Histology. The scales consist of two layers, a thick basal layer and a superficial ornamental layer (Fig. 6D). The bony base consists of laminated bone which contains numerous stellate bone-cell lacunae. There are numerous short cross-cutting fibres within the laminae. Within the bases, there are also short intralamellar fibres, similar in structure to those in the bone bases of *Ohioaspis* (Wells 1944). There are large vascular canals within the bony base. The tubercles sit on the upper surface of the base. Within the tubercles are numerous branched semidentine tubules which have not retreated to the vascular canals. The main tubules are orientated perpendicular to the surface. Distally the tubules are straight and unbranched, closer to the lacunae they are interconnected by small multi-directional lacunal processes.

Remarks. The scales of *H. westolli* resemble the scale cover of *Selenosteus kepleri* Dean, 1901 and *Coccosteus cuspidatus* Miller, 1841 in their general form and in the absence of overlap zones. However, they differ from these placoderms because they are arranged in a definite pattern, regularly on the skin (Fig. 2A). The absence of a spongiose layer, which is characteristic of placoderm endoskeletal bone, has been interpreted by Stensiö (1969) as representing a regressive state. Stensiö (1969) and Gross (1961) report the scales of *Lunaspis heroldi* Broili, 1929 show dorsal, lateral and ventral variation however, there appears to be little variation in the scale morphology in *H. westolli*. The trunk scales are rhomboid whereas the pelvic fin marginal scales are polygonal. The small degree of scale variation in *H. westolli* is similar to the condition in *Goodradigbeeon australianum* White, 1978.

Scale type 2

These scales, located along the vertebral axis (Fig. 2B), are approximately three times larger than the body scales. They are rectangular in shape with a flat bony base separated from the crown by a narrow groove. They do not differ in ornament from scale type 1. Their increased size and their small number relative to other scales recovered from the specimens suggest they were median dorsal scales.

Remarks. These scales lack the pronounced crest present in the dorsal ridge scales of *Lunaspis*. Lelièvre *et al.* (1983, pl. 2, fig. 2) identified two types of scales from *Artenolepis golshanii* (= *Holonema radiatum*) and figure a long rectangular scale similar in morphology to the scales described for *H. westolli*.

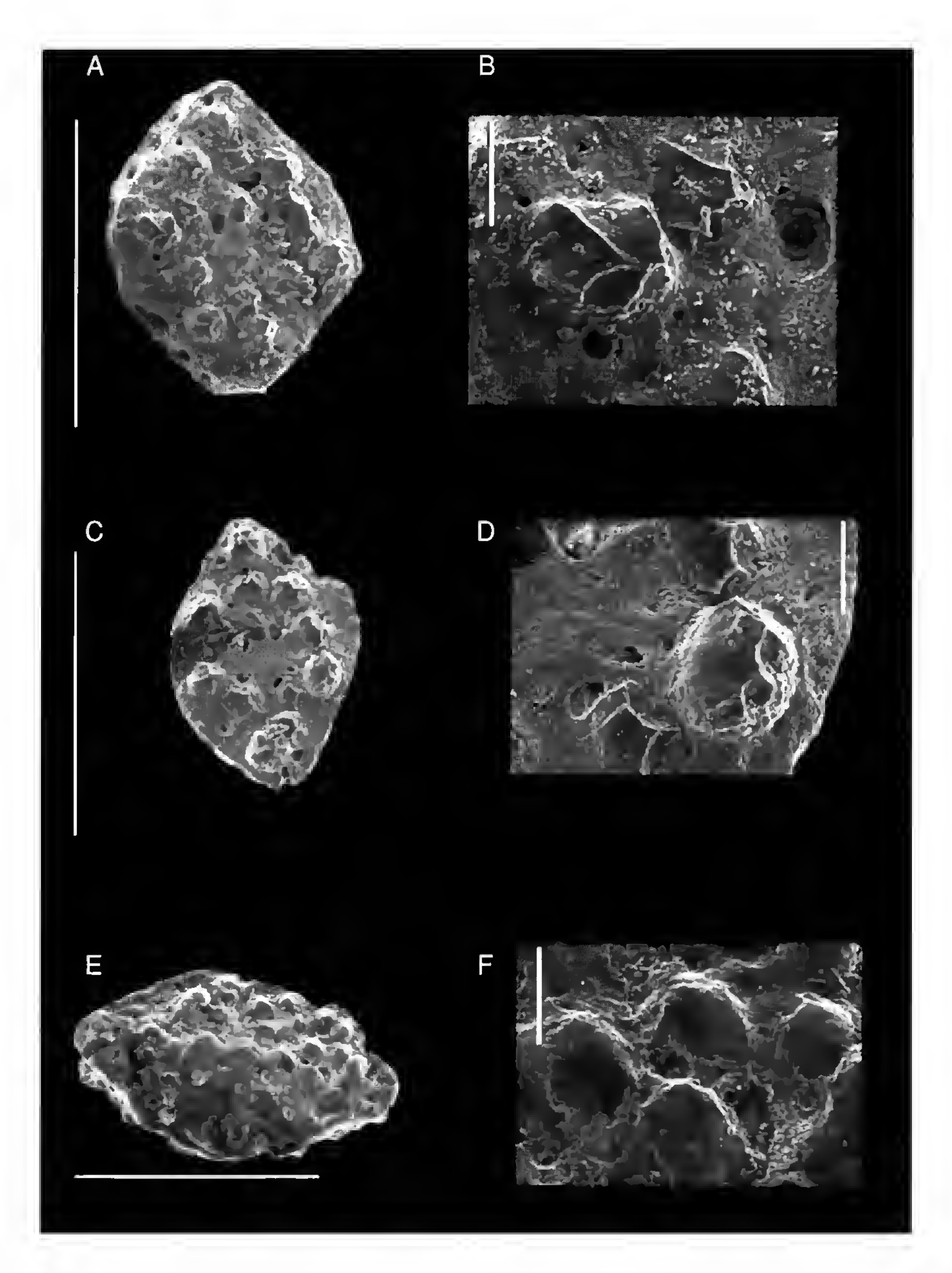


FIG. 7. — *Holonema westolli*; **A**, **B**, WAM 97.7.1; **A**, anterior body scale in crown view; **B**, detail of ornament; **C**, **D**, WAM 97.7.2; **C**, caudal body scale in crown view; **D**, detail of ornament. **E**, **F**, WAM 97.7.3; **E**, body sclae in crown view; **F**, detail of ornament. Scale bars: A, C, E, 1 mm; B, D, F, 0.1 mm.

FUNCTIONAL MORPHOLOGY OF *HOLONEMA WESTOLLI*

Denison (1978) states that most placoderms were not very powerful swimmers and Miles (1971) interpreted *H. westolli* as such. He based these conclusions on the presence of an extensive trunk shield which he believed would limit the amount of musculature available for swimming. The recovery of the post-thoracic armour skeleton of *H. westolli* shows that this region was similar in size to the trunk armour and so there

appears to have been adequate musculature for an active mode of life. Large muscle contractions would not necessarily be needed to provide propulsion. The notocord, being a stiff but flexible rod, could have acted much like a tuning fork, with the energy from one unilateral contraction producing a resonant wave which decays. This method of providing caudal fin movement with a minimum of muscular energy is seen in extant *Xiphias* (Gill pers. comm.). Carr (1995) suggests that the inflexibility of the anterior part of the body would help to reduce the effects of yaw associated with primitive anguilliform swimming. The large pectoral fenestra is indicative of large pectoral fins (Miles 1971). Denison (1978) interpreted the large pectoral fins in Pachyosteina as efficient hydrofoils. Large pectoral fins provide lift and undulation of these fins can provide locomotion. In *H. westolli* the fins were positioned obliquely, with the anterior part of the fin being lower than the posterior part of the fin. A similar orientation of the pectoral fins is seen in modern sharks. In *H. westolli* the pectoral fins had a narrow fin base and so were probably not used for propulsion, instead they would have provided either passive or active lift, the amount of lift varying depending on the angle of the fin (Carr 1995). The pelvic fins are much smaller than the pectoral fins and properly acted more for balance and control.

The manoeuvrability of *H. westolli* has also be reinterpreted. Northcutt (1977) and Moss (1984) have shown that muscles attached to individual ceratottichia in the heterocercal tails of extant sharks can independently change the lobe position and deliver thrust over a wide range of angles, not just forward and up, to produce differing hydrodynamic effects. The highly controllable heterocetcal tail of living sharks allows them to develop extremely powerful dives and climbs in the water over a wide range of speeds. It is possible that *H. westolli* also had the ability to alter the shape of the caudal lobe thus providing it with an efficient means for moving up and down the water column.

In addition to having adequate swimming musculature *H. westolli* had a cambered body shape. This form of body shape preforms hydrodynamically better than a spindled body shape close to the sea bed as it decreases drag (Alexander 1967). However, cambering is only the ideal body shape in fishes that spend most of their active life in the layer of water immediately above the sea floor (Pridmore & Barwick 1993). It is therefore agreed with Miles (1971) that *H. westolli* was a benthic dwelling fish, although it is considered to have had an active swimming ability.

DESCRIPTION OF SCALES FROM THE GNEUDNA FORMATION

The availability of the almost complete tail region of *H. westolli* has enabled comparative study of the scales in relation to their position on the body of the fish, and from this, it is expected that the taxonomic significance of separate scales from the Gneudna Formation can be determined. Relatively abundant placoderm scale types have been recovered from residues of limestone from the Gneudna Formation and are referred to *H. westolli*. Larger plate and bone fragments of *Holonema* are found, but as yet, have not been studied. Because of the characteristic ornamentation of *Holonema*, these fragments can be attributed to the genus with some confidence.

Description

Scale type 1 (Fig. 7A-F)

Material. Thirty-one isolated scales.

Horizon. KT Beds 12, 14, 21a, 22 and OFB (Olegs Fish Bed) (Fig. 1).

The scales range in size from 0.2 mm to 1.5 mm long. They are relatively flat and do not possess a distinct neck or overlap margins (Fig. 6A, C, E). The ornament consists of a variable number of rounded tubercles, not more than fifteen per scale, with scalloped margins (Fig. 7B, D). The tubercles slope in a dorso-caudal direction with the caudal margin twice as high as the anterior margin. Interspersed amongst the tubercles are numerous foramina which however do not penetrate the base (Fig. 7B, D). The basal plate is flat to gently convex with one to four vascular canal openings located in the central part of the base. One small scale (unfigured) has been found and is considered to represent an ontogenetically

young scale. It is sub-oval, rather than rhombic in shape, with a central large tubercle surrounded by smaller tubercles.

Histology. The histological structure of the scales appears identical to that described for *H. westolli* from the Gogo Formation. The scales consist of a thick basal layer and a superficial tubercular layer that contains numerous branched semidentine tubules. The laminated bony base contains numerous stellate bone-cell lacunae. There are numerous short cross-cutting fibres within the laminae and short intra-lamellar fibres. There are large vascular canals within the bony base.

Remarks

These scales have been referred to *H. westolli* after direct comparison with *in situ* scales of *H. westolli* from the Gogo Formation. They are distinguished from other placoderm scales by their flat or concave base, narrow neck groove, widely spaced tubercles and distinctive tubercular ornament. They differ from *H. radiatum* (Janvier, 1974) in having scalloped margins around the tubercular ornament, being relatively flat with an indistinct neck and the crown and basal plate being the same size.

AGE OF THE GNEUDNA FORMATION

The Munabia Sandstone is conformable on the Gneudna Formation and Long (1991b) considered the occurrence of *Holonema* and *Bothriolepis* Eichwald, 1840 together in the Munabia Sandstone as consistent with an early-middle Frasnian age for the Munabia Sandstone. Lelièvre (1981) also reports the association of *Holonema* and *Bothriolepis* as age indicators for the Frasnian of Turkey and Iran. In the Gneudna Formation *Bothriolepis* sp. is identified from KT Beds 14-15 based on a well-preserved right mesial lateral 2 plate, an anterior ventrolateral plate and an anterior dorsolateral plate (Long & Trinajstic in press) and *H. westolli* is recognised from isolated scales from KT Beds 12-14 and KT Beds 22 and OFB. Along with the *Holonema*/*Bothriolepis* association, the upper section of the Gneudna Formation has yielded some conodonts, with *Ancyrodella* (Nicholl 1979) considered to confer a firm Frasnian age on the higher beds in the section. The presence of *Ancyrodella* indicates that the unit in which it occurs is no older than the lower *Polygnathus asymmetricus* Zone.

In addition to conodonts a number of macrofossils have recently been recovered from the Gneudna Formation which suggests the upper portion is contemporaneous with the early Frasnian Gogo Formation. Long (1985) referred a lungfish ascribed to *Dipterus* cf. *digitatus* Seddon, 1969 to *Chirodipterus australis* Miles, 1977. A lower jaw lungfish tooth plate was found from KT Bed 22, which closely resembles a new taxon currently being described from the Gogo Formation by Prof. K. Campbell and Dr R. Barwick, and has been provisionally referred to this, as yet unnamed, taxon (Long & Trinajstic in press). In addition the macrofossils scales of the palaeoniscoid *Moythomasia durgaringa* Gardiner *et* Bartram, 1977 has been identified as occurring throughout the Gneudna Formation (Trinajstic 1997). The significance lies in that now that two dipnoan taxa, one placoderm taxon and one palaeoniscoid taxon found in the uppermost section of the Gneudna Formation are taxa also recorded from early Frasnian Gogo Formation. This supports the suggestion of Turner & Dring (1981) that the Gneudna Formation is lower Frasnian.

DISCUSSION

Of all the large brachythoracids, *Holonema* is reported to have had the widest distribution, being known from Middle and Upper Devonian rocks in North America, Europe (Janvier 1983; Lelièvre *et al.* 1990) the Middle East (Schultze 1973; Janvier 1977; Lelièvre *et al.* 1990) and Australia (Miles 1971; Long 1991). In Australia *Holonema* is known from the Frasnian Munabia Sandstone (Long 1991b) and Gogo Formation (Miles 1971). Until know *H. westolli* was thought to be endemic to the Gogo Formation, however its confirmed presence at the Gneudna Formation and possible presence in the Munabia Sandstone suggests that *H. westolli* was widely dispersed. Miles (1969) suggested the holonema-

tids had a broad adaptive zone and were thus suited for easy dispersal.

A recognized problem in using placoderms in biostratigraphic analysis is their reported endemism, particularly in Australia and China. With more Givetian and Frasnian strata being examined this perceived endemism is decreasing with three fish genera and two species, formerly considered endemic to the Gogo Formation, now occurring in the Gneudna Formation. The association of *Holonema* with placoderms such as *Groenlandaspis* Heintz, 1932 and *Bothriolepis*, which also have a recognized wide geographic distribution, may provide a tool for long-distance correlation between marine and non-marine stratigraphic sequences (Lelièvre & Goujet 1986).

In addition to questions of endemism are problems in the identification of species, especially when there are only isolated scales preserved. The squamation of *H. radiatum* was originally identified as *Artenolepis golshanii* (Janvier 1974) and it was not until these scales were found in association with *Holonema* cf. *radiatum* plates (Lelièvre *et al.* 1983) and these remains identified as *H. radiatum* (Lelièvre *et al.* 1990) that the scales were correctly attributed. Although Lelièvre *et al.* (1983) noted similarities in the crown ornamentation between *H. radiatum* and the phlyctaenioid arthrodire *Goodradigbeeon australianum* White, 1978 he was able to distinguish between the two species due to differences in the base and scale form in profile. The ability to distinguish between scales of *H. radiatum* and *H. westolli* has enabled the conclusion that there are species differences between holonematid scales. This suggests that placoderm species may be identified from scales and that greater utilization of placoderm scales will be possible in future biostratigraphic works.

SUMMARY AND CONCLUSIONS

1. The species *Holonema westolli* Miles, 1971 is redescribed from a new specimen showing it to have a vertebral column composed of paired elements without neural or haemal arches, a dermal scale cover, semi-circular pelvic fins located directly behind the posterior ventral plate and a pelvic girdle with no basal plate.

2. The scales of *H. westolli* can be distinguished from *H. radiatum* and other known placoderm scales and so are useful in diagnosis and have potential in biostratigraphic correlation.

3. By direct comparison, both morphological and histological, isolated scales recovered from residues from the Gneudna Formation have been referred to *H. westolli*, extending the range of the species in Western Australia.

4. The presence of *H. westolli* in the Gneudna Formation has brought the number of fish species also present in the Gogo Formation to two and genera to three, supporting an early Frasnian age for the Gneudna Formation.

Acknowledgements

Many thanks are owed to Drs Kim Dennis-Bryan and Daniel Goujet who assisted greatly with this work and in the preparation of the manuscript. I must also thank Carole Burrow and Ross Parkes for their patience in teaching me some histology and thin sectioning. Thanks also to Mr. Geoff Deakin from UWA who took the photographs and Dr David Haig who read early drafts. My thanks to the three reviewers of this paper, Dr P. Janvier, Dr H. Lelièvre and Dr A. Ohler for their helpful comments. I am indebted to Dr J. Long for permission to work on the Gogo material and to the Percy family of Williambury Station who granted permission for collecting additional material on their property.

REFERENCES

Alexander R. M. 1967. — *Functional Design in Fishes.* Hutchinson, London, 160 p.

Broili F. 1929. — Acanthospiden aus sen rheinischen Unterdevon. *Akademie der wissenschaften und der Literatur in Mainz. Abhandhunger der Mathematisch – Naturwissenschaftilchen Klasse (Wiesbaden) ABT* 2: 143-63.

Burrow C. J. 1996. — Placoderm scales from the Lower Devonian of New South Wales, Australia. *Modern Geology* 20: 351-369.

Carr R. 1995. — Placoderm diversity and evolution, *in* Arsenault M., Lelièvre H. & Janvier P. (eds), Studies on Early Vertebrates (VIIth International Symposium, 1991, Miguasha Parc, Quebec),

Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, série 4, 17 C (1-4) : 85-125.

Dean B. 1901. — Further notes on the relationships of the Arthrognathi. *Memoirs of the New York Academy of Sciences* 11: 110-123.

Denison R. H. 1978. — Placodermi *in* Schultze H.-P. (ed.). *Handbook of Paleoichthyology*. Part 2. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, 128 p.

Dennis K. D. & Miles R. S. 1979. — A second eubrachythoracid arthrodire from Gogo, Western Australia. *Zoological Journal of the Linnean Society* 67: 1-27.

Dennis K. D. & Miles R. S. 1981. — A pachyosteomorph arthrodire from Gogo, Western Australia. *Zoological Journal of the Linnean Society* 73: 213-258.

Dennis-Bryan K. D. 1987. — A new species of eastmanosteid arthrodire (Pisces, Placodermi) from Gogo, Western Australia. *Zoological Journal of the Linnean Society* 90: 1-64.

Gardiner B. G. & Bartram A. W. H. 1977. — The homologies of ventral cranial fissures in osteichthyans: 227-245, *in* Andrews S. M., Miles R. S. & Walker A. D. (eds), *Problems in Early Vertebrate Evolution*. Academic Press, London.

Gardiner B. G. & Miles R. S. 1990. — A new genus of eubrachythoracid arthrodire from Gogo, Western Australia. *Zoological Journal of the Linnean Society* 99: 159-204.

— 1994. — Eubrachythoracid arthrodires from Gogo, Western Australia. *Zoological Journal of the Linnean Society* 112: 443-477.

Goujet D. 1973. — *Sigaspis*, un nouvel artrhrodire du Dévonien inférieur du Spitsberg. *Palaeontographica* 143A: 73-88.

Gross W. 1961. — *Lunaspis broilli* und *Lunaspis heroldi* aus dem Hunsruckscheifer (Unterdevon; Rheinland). *Notizblatt des hessisches Landesamtalt für Bodenforschung*. Weisbaden 89: 17-43.

Janvier P. 1974. — Preliminary report on Late Devonian fishes from central Iran. *Geological Survey of Iran Reports* 31: 5-48.

— 1977. — Les Vertébrés Dévoniens de l'Iran central et de l'Afghanistan. *Mémoires de la Société géologique du France* 8 : 277-289.

— 1983. — Les vertébrés dévoniens de la nappe supérieure d'Antalya (Taurus Lycien occidental, Turquie). *Géologie Méditerranéenne* 10 (1) : 1-13.

Lelièvre H., Goujet D. & Morzadec P. 1983. — Les poissons du Frasnien (Dévonien supérieur) de Traonliors en Plougastel-Daoulas (Bretagne Occidentale). *Bulletin de la Société géologique et minéralogique de Bretagne* 15 : 75-83.

Lelièvre H. & Goujet D. 1986. — Biostratigraphic significance of some uppermost Devonian placoderms, *in* Bless M. J. M & Streel M. (eds), Late Devonian events around the Old Red Continent (Aachen, 1986). *Annales de la Société Géologique de Belgique* 109 (1) : 55-59.

Lelièvre H., Goujet D. & Henn A. 1990. — Un nouveau spécimen d'*Holonema radiatum* (Placodermi, Arthrodira) du Dévonien moyen de la région d'Orviedo, Espagne. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, Paris, série 4, C 12 (1) : 53-83.

Long J. A. 1985. — A new osteolepidid fish from the Upper Devonian Gogo Formation, Western Australia. *Records of the Western Australian Museum* 12: 361-377.

— 1988. — A new camuropiscid arthrodire (Pisces: Placodermi) from Gogo, Western Australia. *Zoological Journal of the Linnean Society* 94: 233-258.

— 1991a. — The long history of fossil fish: 336-428, *in* Vickers-Rich P., Monaghan J. N., Baird R. F. & Rich T .H. (eds), *Vertebrate Palaeontology in Australasia*. Pioneer Design Studios with Monash University Publications Committee, Melbourne.

— 1991b. — Devonian fish remains from the Munabia Sandstone, Carnarvon Basin, Western Australia. *Records of the Western Australian Museum* 15 (3): 503-515.

— 1995. — *The Rise of Fishes*. University of New South Wales Press and John Hopkins University Press, Sydney.

Long J. A. & Trinajstic K. M. (in press). — An overview of the Devonian microvertebrate faunas of Western Australia. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*.

Miles R. S. 1969. — Features of placoderm diversification and the evolution of the arthrodire feeding mechanism. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh* 68: 123-170.

— 1971. — The Holonematidae (placoderm fishes): a review based on new specimens of Holonema from the Upper Devonian of Western Australia. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 263 B: 101-234.

— 1977. — Dipnoan (lungfish) skulls and the relationships of the group: a study based on new species from the Devonian of Australia. *Zoological Journal of the Linnean Society* 61: 1-328.

Miles R. S. & Westoll T. S. 1968. — The placoderm fish *Coccosteus cuspidatus* Miller *ex* Agassiz from the Middle Old Red Sandstone of Scotland. Part 1. Descriptive morphology. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh* 67: 373-476.

Miller H. 1841. — *The Old Red Sandstone; or new walks in the old field*. Johnstone, Edinburgh, xxiii + 275 p.

Moss S. A. 1984. — *Sharks: an Introduction for the Amateur Naturalist*. Prentice-Hall, Englewood, 150 p.

Nicholl R. 1979. — *A Late Devonian age for the Munabia Sandstone, Carnarvon Basin, W.A.* Australian Bureau of Mineral Resources, Professional Olinion Geology 79/034 (unpublished).

Newberry J. S. 1873. — The classification and geological distribution of our fossil fishes. *Reports of the*

Geological Survey of Ohio, Columbus 1(2): 245-355.

Newberry J. S. 1889. — The Palaeozoic Fishes of North America. *United States Geological Survey, Monograph* 16: 340 p.

Northcutt R. G. 1977. — Recent advances in the biology of sharks. *Americain Zoologist* 17: 2.

Obrutchev D. 1932. — Holonematidae des Russischen Devons. *Travaux de l'Institut de paléozoologie*, Académie des Sciences, URSS 2 : 97-115.

Pridmore P. A. & Barwick R. E. 1993. — Post-cranial morphologies of the Late Devonian dipnoans *Griphognathus* and *Chirodipterus* and the locomotor implications. *Memoirs of the Association of Australasian Palaeontologists* 15: 161-182.

Rixon A. 1979. — *Fossil Animal Remains, Their Preparation and Conservation*, Athone Press, London, 375 p.

Schultze H.-P. 1973. — Large Upper Devonian arthrodires from Iran. *Fieldiana Geology* 23: 53-78.

Seddon G. 1969. — Conodont and fish remains from the Gneudna Formation, Carnarvon Basin, Western Australia. *Proceedings of the Royal Society of Western Australia* 52: 21-30.

Stensiö E. A. 1931. — On the Upper devonian vertebrates of East Greenland. *Meddelelser om Gronland* 86: 1-212.

— 1969. — Elasmobranchiomorphi, Placodermata Arthrodires: 71-692, *in* Piveteau J.-P. (ed.), *Traité de Paléontologie*. Masson, Paris.

Trinajstic K. M. 1997. — The biostratigraphic importance of isolated scales from Devonian palaeoniscoids. *Conference of Australasian Vertebrate Evolution, Palaeontology and Systematics*, Abstracts Volume: 21.

Turner S. & Dring R. S. 1981. — Late devonian thelodonts (Agnatha) from the Gneudna Formation, Carnarvon Basin, Western Australia. *Alcheringa* 5: 39-48.

Turner S. & Murphy M. A. 1988. — Early devonian vertebrate microfossils from the Simpson Park Range Eureka county, Nevada. *Journal of Paleontology* 62: 959-964.

Watson D. M. S. 1934. — The interpretation of arthrodires. *The Proceedings of the Zoological Society of London*: 437-464.

Wells J. W. 1944. — Fish remains from the Middle Devonian Bone Beds of the Cincinnati Arch region. *Palaeontographica Americana* 3: 989-160.

White E. I. 1978. — The larger arthrodiran fishes from the area of Burrinjuck Dam, NSW. *Transactions of the Zoological Society of London*. 34: 149-262.

Young G. C. 1974. — Stratigraphic occurrence of some placoderm fishes in the Middle and Upper Devonian. *Newsletter of Stratigraphy* 3, 4: 243-261.

Submitted for publication on 11 December 1997;
accepted on 19 May 1998.

A new species of *Calamagras* Cope, 1873 (Serpentes, Boidae, Erycinae) from the early Eocene of Kirghizia

Igor G. DANILOV
Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences,
Universitetskaya nab. 1, St Petersburg 199034 (Russia)
dig@zisp.spb.su

Alexander O. AVERIANOV
Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences,
Universitetskaya nab. 1, St Petersburg 199034 (Russia)
sasha@aa1923.spb.edu

Danilov I. G. & Averianov A. O. 1999. — A new species of *Calamagras* Cope, 1873 (Serpentes, Boidae, Erycinae) from the early Eocene of Kirghizia. *Geodiversitas* 21 (1) : 85-91.

ABSTRACT
A new erycine snake, *Calamagras turkestanicus* n.sp., known by about fifty trunk vertebrae is described from the early Eocene Andarak 2 locality, Kirghizia. It shows close similarity to *C. gallicus* Rage, 1977 from the early Eocene of France and *C. primus* Hecht, 1959 from the middle Eocene of the United States. New taxon represents the first reliable record of *Calamagras* from the Paleogene of Asia. The presence of Aniliidae, reported previously from the same locality, is not confirmed by new material.

KEY WORDS
Calamagras,
Erycinae,
Boidae,
early Eocene,
Kirghizia.

RÉSUMÉ
Nouvelles espèces de Calamagras *Cope, 1873 (Serpentes, Boidae, Erycinae) de l'Éocène inférieur du Kirghizistan.*
Un nouveau serpent éryciné, *Calamagras turkestanicus* n.sp., est décrit. Il provient du gisement d'Andarak 2 du Kirghizistan (Éocène inférieur) et est connu par environ cinquante vertèbres. Il est très proche de *C. gallicus* Rage, 1977 de l'Éocène inférieur de France et de *C. primus* Hecht, 1959 de l'Éocène moyen des États-Unis. Ce nouveau taxon est la première mention de *Calamagras* dans le Paléogène d'Asie. La présence d'Aniliidae, rapportée précédemment du même gisement, n'est pas confirmée par le nouveau matériel.

MOTS CLÉS
Calamagras,
Erycinae,
Boidae,
Éocène inférieur,
Kirghizistan.

INTRODUCTION

The Paleogene snakes of Asia are inadequately known (Rage 1987a). Sea snakes (Palaeophiidae and Nigerophiidae) are better known; they were relatively abundant at that time along the eastern coast of the Tethys Ocean (Nessov 1995; Averianov 1997).

The record of terrestrial snakes is much more scarce. Boinae gen. indet. and Erycinae gen. indet. were described from the early-middle Eocene Kuldana Formation in Pakistan on the basis of four vertebrae (Rage 1987b). Undescribed remains of boid snakes were reported from Paleogene deposits of Zayssan Depression in Kazakhstan (Chkhikvadze *et al.* 1983; Zerova & Chkhikvadze 1984; Chkhikvadze 1985): a primitive small erycine, most probably of the genus *Calamagras*, and a vertebra of a larger erycine from the middle Eocene; a vertebra of a large boid from the upper Eocene; a new genus of erycine snake, a *Calamagras*-like erycine, and a boine from the early Oligocene; an erycine of the genus *Bransateryx* from the middle Oligocene. Aniliidae, Boidae, and a sea snake were mentioned from the early Eocene Andarak 2 locality in Kirghizia (Chkhikvadze 1984; Zerova & Chkhikvadze 1984; Nessov 1995). A sea snake from the Andarak 2 locality was recently described as *Palaeophis ferganicus* Averianov, 1997. Erycine vertebrae from the latter locality are described in this paper.

New materials from Andarak 2 locality, collected by the second author in 1988-1993 and by both authors in 1995, include more than fifty trunk vertebrae which are attributed here to a new species of the erycine genus *Calamagras* Cope, 1873. This extinct genus is represented by a number of species in North America and by one species in Europe. No related snakes have been described until recently from Asia, although *Calamagras*-like remains were reported from Paleogene of Kazakhstan (see above). The presence of Aniliidae in the Andarak 2 locality is not confirmed by our material.

The institutional abbreviation is ZIN PH: Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, St Petersburg, Paleoherpetological Collection.

SYSTEMATIC PALEONTOLOGY

Superfamily BOOIDEA Gray, 1825
Family BOIDAE Gray, 1825
Subfamily ERYCINAE Bonaparte, 1831
Genus *Calamagras* Cope, 1873

Calamagras turkestanicus n.sp.
(Figs 1-3)

HOLOTYPE. — ZIN PH 1/2, an anterior/middle trunk vertebra.

TYPE LOCALITY. — Andarak 2, Fergana Valley, Kirghizia; Alay beds, lower Eocene (late Ypresian).

ETYMOLOGY. — From the Turkestan Range in Middle Asia.

REFERRED MATERIAL. — About fifty more or less weathered trunk vertebrae from the same locality.

DIAGNOSIS. — The neural arch is depressed; the anterior edge of the zygosphene is slightly concave, or forms three protruding lobes; the neural spine is thin, short, occupying less than half the length of the neural arch, low and without knob; the haemal keel of the trunk vertebrae is comparatively wide.

COMPARISON. — The new species most closely resembles *Calamagras gallicus* Rage, 1977 from the lower Eocene of France and *C. primus* Hecht, 1959 from the middle Eocene of the United States. However, the vertebrae of the Asiatic species differ from both species by a wider haemal keel, variable shape of the anterior border of the zygosphene, slightly more slanting prezygapophyses, and from the latter species by more reduced neural spine without knob.

The new taxon can be distinguished from the Oligocene and Miocene species of *Calamagras* (Rage 1984) by its thin and short neural spine without knob.

DESCRIPTION

The holotype ZIN PH 1/2 (Fig. 1) is an anterior/middle trunk vertebra with a relatively short and anteriorly broadened centrum. The ventral surface of the centrum is concave on the sagittal section. The haemal keel is narrow and becomes wider posteriorly. The subcentral ridges are blunt and not distinct. The condylus is well-rounded, larger than the neural canal, and projects posteriorly. The cotylus is almost pentagonal in shape, with one of the angles directed ventrally.

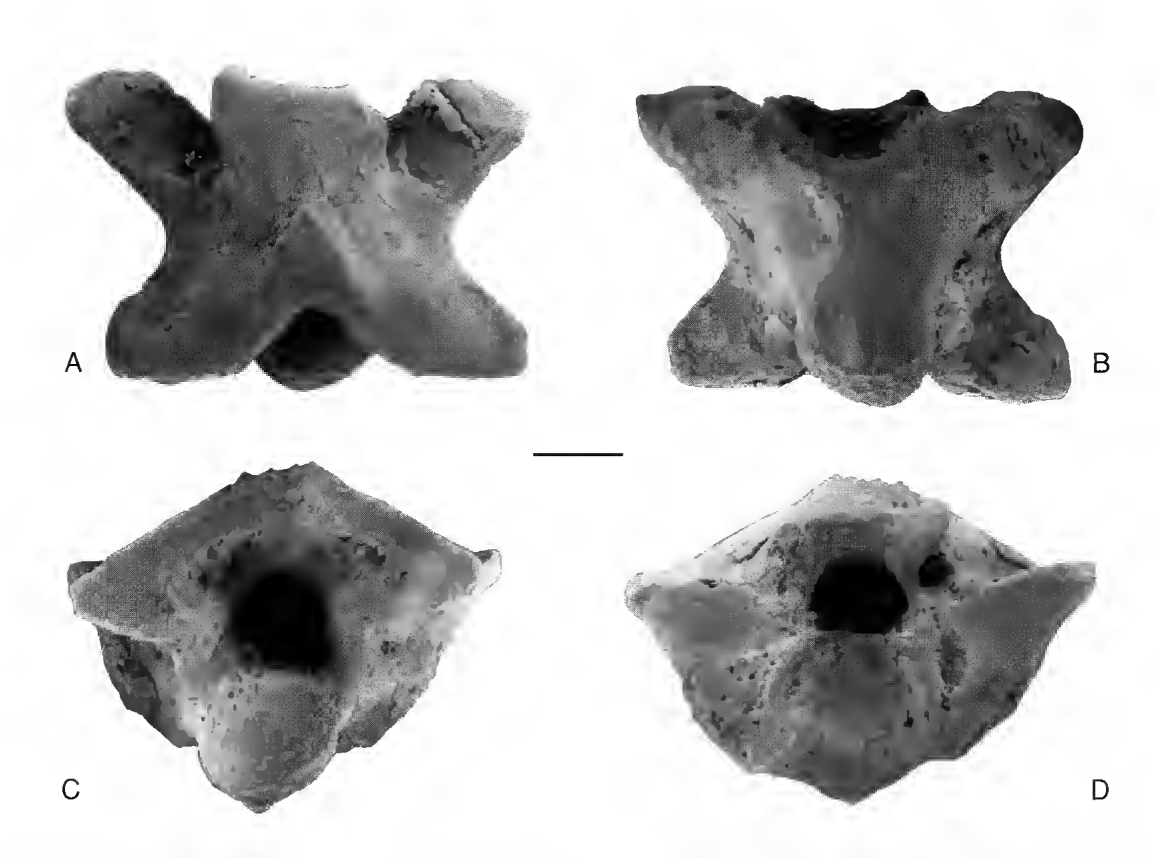


FIG. 1. — *Calamagras turkestanicus* n.sp., an anterior/middle trunk vertebra (ZIN PH 1/2); **A**, dorsal view; **B**, ventral view; **C**, posterior view; **D**, anterior view. Scale bar: 1 mm.

The articular surfaces of the prezygapophyses are elongated, set at an angle of about 150°. The weak prezygopophyseal processes are present. The synapophyses are not separated from the centrum, their ventral border is situated above the ventral border of the centrum. The diapophyseal part of the synapophyses is wider than the parapophyseal one. There is a pair of lateral foramina. The neural arch is dorso-ventrally flattened, and the notch in the posterior neural arch border is well-developed. The neural spine is broken; its basis stretches from the basis of the zygosphene to the posterior border of the neural arch. The anterior border of the zygosphene is slightly concave. The width of the zygosphene is equal to the width of the cotylus.

ZIN PH 51/2 (Fig. 2) is an anterior trunk vertebra with a narrow haemal keel which forms a weak, short hypapophysis posteriorly. The neural spine occupies about one third of the length of the neural arch. The notch in the posterior neural arch border is weaker than in the holotype.

ZIN PH 17/2 is a fragment of an anterior/middle trunk vertebra with a complete neural spine which slighrly overhangs the notch in the posterior neural arch border.

ZIN PH 2/2 is a posterior trunk vertebra of a large specimen. The haemal keel is well-developed, low and wide; the groves on either side of the haemal keel are deeper than in the anterior vertebrae. The subcentral ridges are blunt but distinct. The synapophyses are separated from the centrum; their ventral border is at the same level as the ventral border of the centrum. The cotylus is more depressed dorso-ventrally, oval in shape. The neural canal is wider than on the holotype, trapezoid in shape when viewed anteriorly. The anterior border of the zygosphene forms three protruding lobes. The zygosphene is slightly wider than the cotylus.

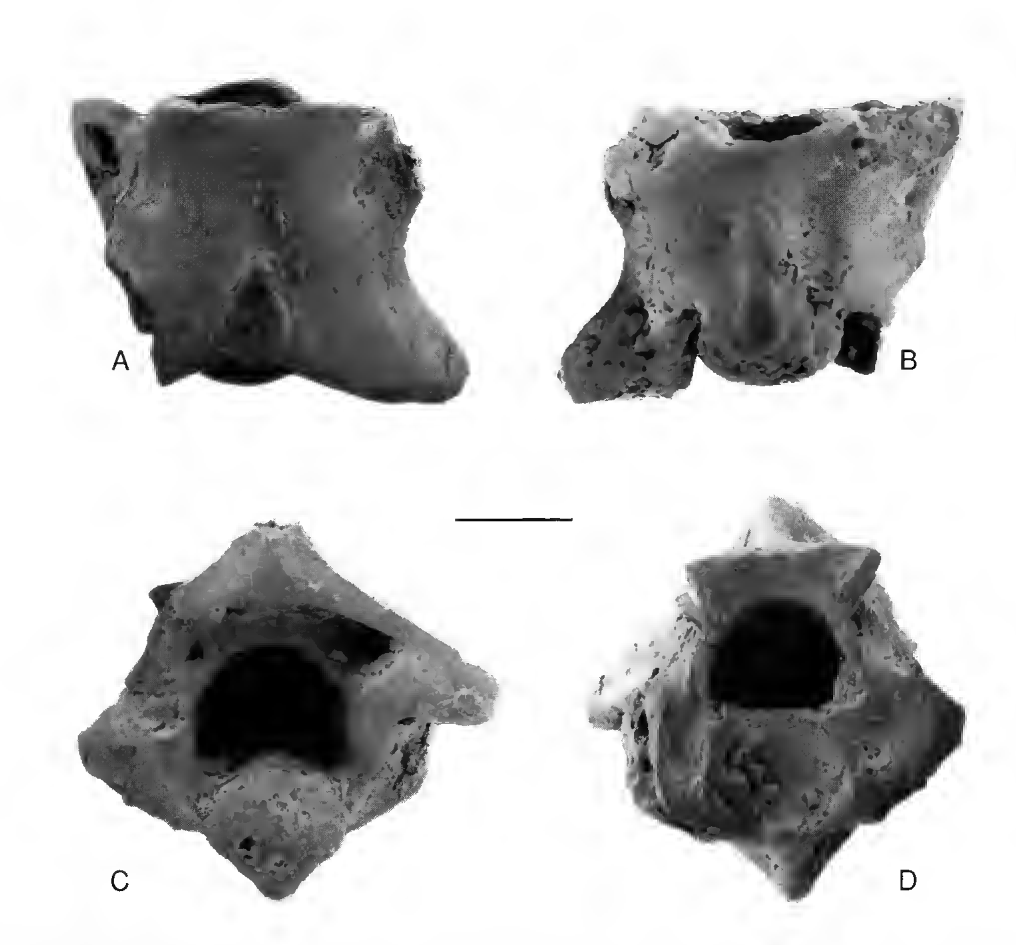


Fig. 2. — *Calamagras turkestanicus* n.sp., an anterior trunk vertebra (ZIN PH 51/2); **A**, dorsal view; **B**, ventral view; **C**, posterior view; **D**, anterior view. Scale bar: 1 mm.

ZIN PH 3/2 (Fig. 3) is a more posterior trunk vertebra. The haemal keel is wide but slightly higher than in the mid trunk vertebrae. The grooves on either side of the haemal keel are very deep and the subcentral ridges are very distinct. The synapophyses are well separated from the centrum. Condylus and cotylus are slightly compressed. The neural arch is more flattened than on the anterior vertebrae.

Remarks

Our material includes small vertebrae (about 2 mm) and comparatively large ones (about 5 mm). Most of the small vertebrae are strongly weathered and many of their morphological traits are not as distinct as in the large ones, nevertheless, they seem to have a similar morphology. Probably, the small vertebrae from the Andarak 2 locality are those which were previously assigned to the Aniliidae (Chkhikvadze 1984; Zerova & Chkhikvadze 1984). However, they could not belong to the Aniliidae because they possess a less depressed neural arch, a well-developed neural spine and a more strongly developed notch in the posterior border of the neural arch.

DISCUSSION

The assignment of the vertebrae described above to the Boidae is supported by their short and wide centra, which are anteriorly broadened, and by the absence of projected prezygapophyseal processes.

A flattened, low neural arch, a comparatively low



FIG. 3. — *Calamagras turkestanicus* n.sp., a posterior trunk vertebra (ZIN PH 3/2); **A**, dorsal view; **B**, ventral view; **C**, posterior view; **D**, anterior view. Scale bar: 1 mm.

neural spine, and also the small size of the vertebrae are traits of the Erycinae. The most important distinguishing feature of erycines is the structure of their caudal vertebrae, which are shortened and have additional complex processes (Hoffstetter & Gasc 1969, 1972; Rage 1984). Unfortunately caudal vertebrae are absent from our material, but the traits listed above certainly prove the assignment.

A short neural spine (occupying less than half the length of the neural arch), though considered as a feature of doubtful value (Rage 1977), is a character of the genus *Calamagras*. Representatives of the latter are known in Europe in the early Eocene, and in North America in the middle Eocene and from the early Oligocene to the early Miocene (Rage 1984). The new taxon represents the first reliable record of *Calamagras* in Asia and the second well-established finding of the Erycinae in the Paleogene of Asia (Rage 1987a). Erycine vertebrae described from the early-middle Eocene Kuldana Formation in Pakistan (Rage 1987b) have a narrow haemal keel, a short neural spine, and formally may belong to the genus *Calamagras*. They differ from the new species by their strongly flattened neural arch (Rage 1987b, fig. 2A-E).

The oldest representative of the Erycinae – *Helagras prisciformis* Cope, 1883 from the early Paleocene of the United States – is based on two articulated vertebrae, which may belong to the posterior trunk region of *Calamagras* or *Ogmophis* (Rage 1984). The latter genus differs from *Calamagras* by its longer neural spine occupying more than half the length of the neural arch.

According to Rage (1977), erycine snakes, which probably originated in North America, reached

TABLE 1. — Measurements (in mm) of vertebrae of *Calamagras turkestanicus* n.sp. from the early Eocene of Kirghizia. *, the holotype; **CL**, centrum length; **CTH**, cotyle height; **CTW**, cotyle width; **PO-PO**, width between the outer edges of postzygapophyseal articular surfaces; **PR-PO**, length from the anterior edge of the prezygapophyseal articular surface to the posterior edge of the postzygapophyseal articular surface; **PR-PR**, width between the outer edges of prezygapophyseal articular surfaces.

ZIN PH	CL	CTH	CTW	PO-PO	PR-PO	PR-PR
Anterior trunk vertebrae						
6/2	2.7					
51/2	2.4	1.2	1.3			
55/2	2.0	1.2	1.4	3.3	3.1	
56/2	2.4	1.5	1.5			
Anterior/middle trunk vertebrae						
1/2*	3.0	2.0	2.3	5.0	3.7	5.3
9/2	2.4	1.4	2.0			
15/2		1.3	2.0			
20/2	2.1	1.1	1.6			
25/2	1.6	1.0	1.4			
28/2	2.6	1.3	1.7	4.0	3.5	4.7
36/2	2.8	1.5	1.7			
38/2	2.2	1.3	1.7			
42/2	3.1	1.8	1.9			
43/2	2.4	1.5	1.9			
45/2	3.4	1.7	2.2			5.0
Middle trunk vertebrae						
4/2	2.8	1.3	1.8			
7/2		1.2	1.5			3.8
11/2	3.4	2.1	2.4			
12/2	2.2	1.3	1.5			
18/2	1.4	0.6	1.1			
26/2	2.6	1.6	2.0			
31/2	2.6	1.6	2.3			
32/2	3.2	1.6	2.2			5.8
40/2	2.2	1.2	1.6			
44/2	2.2	1.2	1.5			4.4
46/2		1.1	1.7			
50/2	2.6	1.8	2.0			4.5
52/2	2.7	2.0				
Posterior trunk vertebrae						
2/2	5.5	2.1	2.6		5.3	
3/2	3.2	1.7	1.8	5.1	4.0	
8/2	3.4	1.4				
19/2	2.8	1.4				
23/2	3.7	1.8	2.3			
27/2		1.5	1.7			
35/2		2.0	2.2			
39/2		1.3	1.4		3.2	4.2

Europe during the early Eocene. After this time, Europe, which was separated from Asia by the Turgai Strait, became isolated from North America by the opening of the North Atlantic. New findings of erycine snakes in the Paleogene of Asia (Rage 1987b; this study) show that by the early Eocene erycine snakes were more widely distributed as was previously thought, and had already invaded Asia.

Eocene representatives of *Calamagras* (*C. primus* in North America, *C. gallicus* in Europe and *C. turkestanicus* in Asia) may belong to an ancient group of species (? distinct genus), which differs from Oligocene-Miocene *Calamagras* by

shorter and thinner neural spines without knob or with an incipient one (*C. primus*).

Acknowledgements
The authors are grateful to Drs N. Udovichenko and M. Godinot for assistance in the field, to Dr J.-C. Rage for reading the manuscript and providing useful comments, to M. Godinot (EPHE, Laboratoire d'Évolution et Morphologie quantitative des Primates, Laboratoire de Paléontologie, 8 rue de Buffon, F-75231 Paris) for correcting the English, translation of the résumé, and help with the manuscript preparation. We also thank Dr Z. Szyndlar and an anonymous reviewer for useful comments on the manuscript. This work was fulfilled using scientific collections of the Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, which keeping was supported by the Science and Technology State Committee of the Russian Federation (grant N 97-03-16).

REFERENCES

Averianov A. O. 1997. — Paleogene sea snakes from the eastern part of Tethys. *Russian Journal of Herpetology* 4 (2): 128-142.

Chkhikvadze V. M. 1984. — A new species of land tortoise from the middle Eocene of Fergana. *Paleontologicheskyi sbornik* 21: 74-78 [in Russian].

— 1985. — Preliminary results of study of the Tertiary amphibians and squamates of the Zayssan Depression. *Voprosy Gerpetologii (Abstracts of the Sixth All-Union Herpetological Conference)*: 234-235 [in Russian].

Chkhikvadze V. M., Shammakov S. Sh. & Zerova G. A. 1983. — Materials to the formation history of Squamata fauna of Middle Asia and Kazakhstan. *Izvestiya Akademii Nauk Turkmenskoi SSR* 2: 3-8 [in Russian].

Hecht M. K. 1959. — Amphibians and Reptiles, *in* McGrew P. O. *et al.* (eds), The geology and paleontology of the Elk Mountain and Tabernacle Butte area, Wyoming. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 117: 130-146.

Hoffstetter R. & Gasc J. 1969. — Vertebrae and ribs of modern reptiles: 201-310, *in* Gans C., Bellairs A.-d'A. & Parsons T. S. (eds), *Biology of the Reptilia 1: (Morphology A)*. Academic Press, London, New York.

Hoffstetter R. & Rage J.-C. 1972. — Les Erycinae fossiles de France (Serpentes, Boidae). Compréhension et histoire de la sous-famille. *Annales de Paléontologie (Vertébrés)* 58 : 81-124.

Nessov L. A. 1995. — Paleogene sea snakes as indicators of the water masses peculiarities on the East of the Tethys Ocean. *Vestnik Sankt-Peterburgskovo Gosudarstvennovo Universiteta*, seriya 7 (2): 3-9 [in Russian].

Rage J.-C. 1977. — An erycine snake (Boidae) of the genus *Calamagras* from the French Lower Eocene, with comments on the phylogeny of the Erycinae. *Herpetologica* 33: 459-463.

— 1984. — Serpentes, *in* Wellnhofer P. (ed.), *Encyclopedia of Paleoherpetology*, Part 11, Gustav Fischer, Stuttgart, New York, 80 p.

— 1987a. — Fossil history: 51-76, *in* Seigel A. R., Collins J. T. & Novak S. S. (eds), *Snakes: Ecology and Evolutionary Biology*. Macmillan, New York.

— 1987b. — Lower vertebrates from the Lower-Middle Eocene Kuldana Formation of Kohat (Pakistan): Squamata. *Contributions of the Museum of Paleontology*, University of Michigan 27: 187-193.

Zerova G. A. & Chkhikvadze V. M. 1984. — Review of the Cenozoic lizards and snakes of the USSR. *Izvestiya Akademii Nauk Gruzinskoi SSR, seriya biologicheskaya* 10: 319-326 [in Russian].

Submitted for publication on 20 March 1998; accepted on 22 July 1998.

Réévaluation des Peramura (Mammalia, Cladotheria) sur la base de nouveaux spécimens du Crétacé inférieur d'Angleterre et du Maroc

Denise SIGOGNEAU-RUSSELL
Laboratoire de Paléontologie, Muséum national d'Histoire naturelle,
8 rue de Buffon, F-75231 Paris cedex 05 (France)

Sigogneau-Russell D. 1999. — Réévaluation des Peramura (Mammalia, Cladotheria) sur la base de nouveaux spécimens du Crétacé inférieur d'Angleterre et du Maroc. *Geodiversitas* 21 (1) : 93-127.

RÉSUMÉ
L'analyse de dents mammaliennes nouvellement extraites du gisement britannique de Durlston Bay et du gisement marocain du synclinal d'Anoual (Crétacé inférieur) nous a conduit à identifier trois nouveaux taxons *Minimus richardfoxi* n.g., n.sp., *Magnimus ensomi* n.g., n.sp., *Afriquiamus nessovi* n.g., n.sp.) et à réexaminer la question (validité, définition, contenu) des Peramura McKenna, 1975. Ce groupement de mammifères thériens, dont les dents établissent une liaison morphologique entre celles des symmétrodontes primitifs et celles des mammifères tribosphéniques, ne présente en réalité, dans l'état actuel des connaissances au moins, aucune synapomorphie exclusive ; il s'agit plutôt de quelques représentants d'un grade évolutif dont la vaste répartition géographique et stratigraphique laisse supposer une importante diversification, ainsi qu'une origine précoce pour la lignée prétribosphénique.

MOTS CLÉS
Peramura,
tribosphénique,
Crétacé inférieur,
Purbeck,
Maroc.

ABSTRACT
Reevaluation of Peramura (Mammalia, Cladotheria) based on new specimens from the Lower Cretaceous of the United Kingdom and Morocco.
The analysis of several mammalian teeth exhibiting peramurid characters and recently obtained from the Early Cretaceous localities of Durlston Bay (England) and Anoual (Morocco) led to the identification of three new taxa (*Minimus richardfoxi* n.g., n.sp., *Magnimus ensomi* n.g., n.sp. and *Afriquiamus nessovi* n.g., n.sp.) and to the reexamination of Peramura McKenna, 1975 (definition, contents, validity). It appears that this group of therian mammals, whose molars establish a morphological link between those of primitive Symmetrodonta and those of tribosphenic mammals, does not in fact show any exclusive synapomorphy, at least in our present state of knowledge; we are confronted, rather, with a few representatives of an evolutionary grade whose vast distribution in space and time suggests an even wider diversification, as well as an early origin for the pretribosphenid line. Moreover it is shown that *Amphitherium* is closer to tribosphenids than to dryolestoids, while *Vincelestes* does not qualify as a pretribosphenic mammal. We also discuss the question of the metacone, the stylocone and of the lingual cingulum on the upper molars of *Peramus*, to conclude that the ancestors of this genus did not go through a dryolestoid stage: the metacone is considered homologous to that of tinodontids, so that its lingual situation is in fact a primitive character. Finally it is concluded that it was the individualization of a hypoconid and a distal metacristid on the lower molars, hence the introduction of a different masticatory mode, that created, early in the pretribosphenid line, the conditions favorable to the later elaboration of a protocone on the upper molars; but the primitive stage of this cusp remains unknown.

KEY WORDS
Peramura, tribosphenic, Early Cretaceous, Purbeck, Morocco.

INTRODUCTION

Deux gisements péritéthysiens de la base du Crétacé sont actuellement exploités en particulier pour leur microfaune mammalienne : celui (Berriasien?) de Purbeck (Angleterre) par Paul Ensom à York, celui (Berriasien? – Barrémien?) d'Anoual (Maroc) par l'auteur. Ces faunes sont dans l'ensemble assez différentes au niveau générique ou même familial (Simpson 1928 ; Sigogneau-Russell 1991a, b, 1995), bien que quelques éléments très proches aient été reconnus (Sigogneau-Russell & Ensom 1994, 1998). Les nouvelles dents décrites ci-dessous confirment cette distinction. L'analyse de ces dents, choisies pour leur caractère « péramuride » (Fig. 1) nous a conduit à réexaminer les divers taxons inclus dans ce groupe, universellement considéré comme groupe-frère des mammifères tribosphéniques.

Abréviations

BMNH	Natural History Museum, Londres, Angleterre ;
DORCM GS	Dorset Royal County Museum, Geological Survey, Angleterre ;
SA	Synclinal d'Anoual, Haut Atlas oriental, Crétacé inférieur, Maroc ;
SNP	Saint-Nicolas-de-Port, Trias supérieur, France.

Lieu de conservation des échantillons

DORCM GS	Dorset Royal County Museum, Dorset, Angleterre ;
SA	Muséum national d'Histoire naturelle (MNHN), Laboratoire de Paléontologie, Paris.

MOLAIRES INFÉRIEURES

Légion CLADOTHERIA McKenna, 1975
Sublégion ZATHERIA McKenna, 1975
Infraclasse PERAMURA McKenna, 1975
Famille PERAMURIDAE Kretzoi, 1946
Genre *Peramus* Owen, 1871

La famille des Peramuridae avait été créée par Kretzoi en 1946 (et non 1960 comme indiqué par de nombreux auteurs) à l'intérieur de ses Docodonta et pour le seul genre *Peramus* provenant du gisement purbeckien de Durlston Bay, Dorsetshire, Angleterre. Le genre lui-même, avec les espèces *P. tenuirostris* et *P. minor*, avait été défini par Owen en 1871 sur la base de deux mandibules, et distingué du dryolestide *Peraspalax* Owen, 1871 sur les caractéristiques de la mandibule et la taille respective des molaires inférieures. Simpson (1928), qui inclut *Peramus* dans les Paurodontidae « *with some question* (p. 120) » – question reposée par Butler (1939) – synonymisa ces deux espèces, ainsi que *Spalacotherium minus* Owen, 1871 et *Leptocladus dubius* Owen, 1871, qu'Osborn (1888) avait déjà ramenées dans le giron du genre *Peramus*. Simpson proposa alors pour le genre une diagnose formelle fondée essentiellement sur la denture inférieure (p. 121) : « [...] *very small antero-internal basal cuspule, distinct pointed paraconid and metaconid, the latter higher* [...] *heel elongated, with a distinct postero-median cusp* » (Fig. 2). On peut déjà noter que le premier de ces caractères peut être considéré comme reste du bourrelet lingual des tinodontides (par exemple sur SNP 634, Fig. 3) et donc comme primitif (comme l'est la situation linguale du métaconide par rapport au paraconide) ; le deuxième caractère apparaît très variable selon les échantillons (six à ce jour). Cependant, le troisième caractère, ainsi que la formule dentaire, l'orientation et surtout la structure de la paroi postérieure du trigonide, constituent des caractères spécialisés indéniables :

1. La formule dentaire en effet, quoique discutée, semble bien devoir être interprétée comme composée de 5 pm + 3 m (McKenna 1975 ; Dashzeveg & Kielan-Jaworowska 1984 ; Novacek 1986), avec molarisation accentuée de la dernière prémolaire (à noter que la molarisation de p5 est plus poussée chez *Peramus* que chez *Prokennalestes* Kielan-Jaworowska *et* Dashzeveg, 1989, le plus ancien placentaire identifié à ce jour).

2. Il existe sur la face postérieure du trigonide non pas une facette d'usure (*facet 1*, Crompton 1971) mais deux, bien distinctes : l'une, verticale, aplanit la face postérieure du protoconide, tandis que le métaconide, plus ou moins orienté labialement, est creusé par un sillon paraconal indépendant ; ce sillon a donc une orientation redressée, correspondant à la direction de l'angle d'attaque du paracone sur la molaire inférieure ; en outre, ce sillon est limité lingualement par une crête qui traverse obliquement la paroi postéro-labiale du métaconide et se dirige vers le tubercule labial du talonide (hypoconide), la métacristide distale ; celle-ci sépare donc, sur l'arrière du métaconide, une surface postéro-labiale d'une surface postéro-linguale et limite

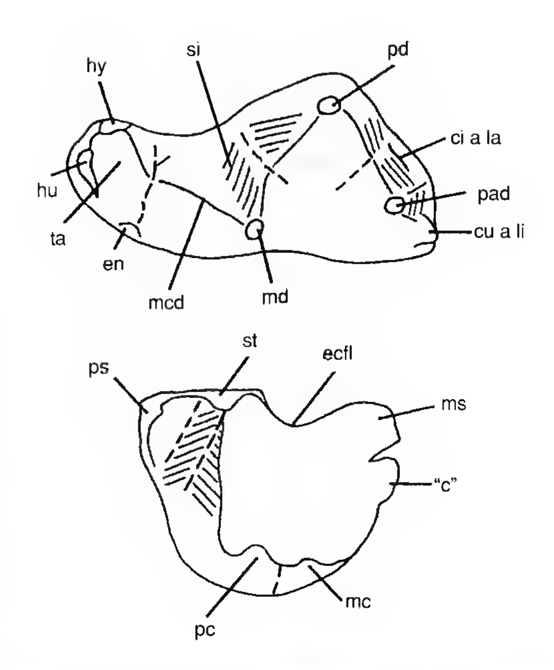


Fig. 1. — Schéma d'une molaire inférieure (en haut) et d'une molaire supérieure (en bas) de thérien de grade péramuride. **"c"**, voir texte ; **ci a la**, cingulum antéro-labial ; **cu a li**, cuspule antéro-lingual ; **ecfl**, ectoflexus ; **hu**, hypoconulide ; **hy**, hypoconide ; **mc**, métacone ; **mcd**, métacristide distale ; **md**, métaconide ; **ms**, métastyle ; **pad**, paraconide ; **pc**, paracone ; **pd**, protoconide ; **ps**, parastyle ; **si**, sillon labial du métaconide ; **st**, stylocone ; **ta**, talonide.

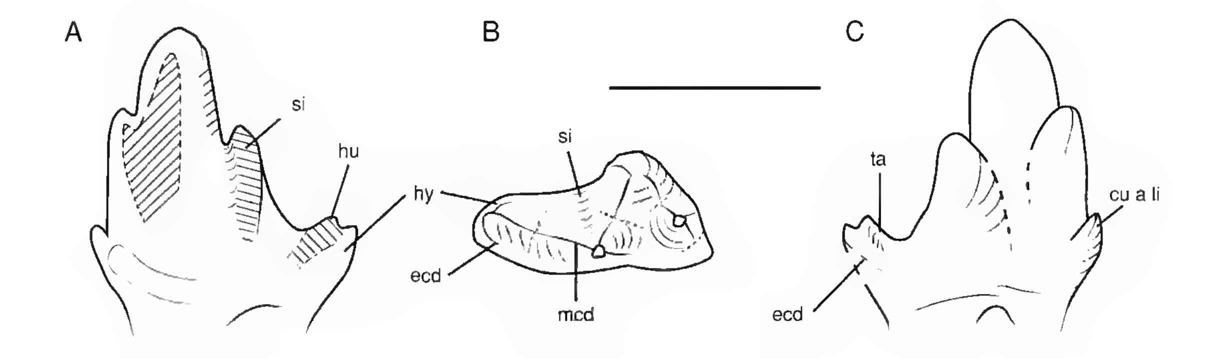


FIG. 2. — *Peramus tenuirostris*, molaire inférieure BMNH 47339. **A**, vue labiale ; **B**, vue occlusale ; **C**, vue linguale ; **ecd**, entocristide. Échelle : 1 mm.

ainsi la zone « d'influence » du paracone, laissant entre elle et l'entocristide une très petite surface verticale triangulaire libre (Fox 1975).

3. Le talonide allongé comporte toujours un hypoconide, un peu plus gros que l'hypoconulide dont il reste proche et constitue manifestement le dédoublement ; c'est cet hypoconide qui est relié au métaconide par la métacristide ; la séparation de la métacristide et de l'entocristide crée sur ce talonide une surface inclinée lingualement et légèrement concave, un début de bassin bordé parfois lingualement par un minuscule entoconide (Clemens & Mills 1971). C'est là l'ébauche de la situation observée sur les molaires tribosphéniques primitives (*Aegialodon* Kermack *et al.*, 1965 ou *Hypomylos* Sigogneau-Russell, 1992 par exemple), où persiste la métacristide distale et où cet étroit bassin se creuse et héberge le protocone lors de l'occlusion (Sigogneau-Russell 1995).

Comme l'ont signalé plusieurs auteurs, il existe une appréciable variabilité morphologique entre les spécimens rapportés par Simpson à l'unique espèce *Peramus tenuirostris*, et parfois le long d'une même mâchoire (dans la taille générale, dans celle du paraconide par rapport au métaconide, et surtout dans le degré de développement des cuspules antéro-lingual et antéro-labial, dans la présence ou non d'un entoconide, et du ressaut sur la métacristide), mais les spécialisations du talonide sont toujours présentes.

La distinction de *Peramus* par rapport aux symmétrodontes et dryolestoïdes paraît donc nette : chez les symmétrodontes primitifs, où l'on observe une seule facette (orientée labialement) sur la face postérieure du trigonide, aucun sillon ne creuse la face labiale du métaconide, ni l'espace séparant métaconide et talonide ; chez les dryolestoïdes, le sillon paraconal, plus directement transversal et donc subhorizontal, sépare trigonide et talonide et il existe aussi une seule facette d'usure (orientée elle aussi transversalement, donc distalement) sur la face postérieure du trigonide. Corrélativement, il n'y a pas généralement de métacristide chez les symmétrodontes (certains *Kuehneotherium* Kermack *et al.*, 1968, selon Fox 1975 et *Woutersia* Sigogneau-Russell, 1983 exceptés ; mais y a-t-il homologie entre les deux structures ?) ni chez les dryolestoïdes, pas davantage qu'un bassin du talonide.

Cependant, ces spécialisations de *Peramus* se retrouvent, à un degré plus avancé, chez les premiers Tribosphenida. McKenna ne cite d'ailleurs aucune autapomorphie qui justifie la nouvelle infraclasse des Peramura (McKenna 1975). Ce taxon n'est donc pas un taxon cladistiquement valable. Il est vrai que, pour McKenna (comm. pers. 1986), ces Peramura ont rétrogradé au rang de famille, mais là aussi sans définition. La seule spécialisation que l'on puisse envisager pour la denture inférieure serait donc la molarisation avancée de p5... s'il s'agit bien d'une p5. Ces Peramuridae de McKenna renferment pourtant trois genres, mais on n'en compte plus qu'un seul chez les Peramura de Prothero (1981) repris de McKenna (1975).

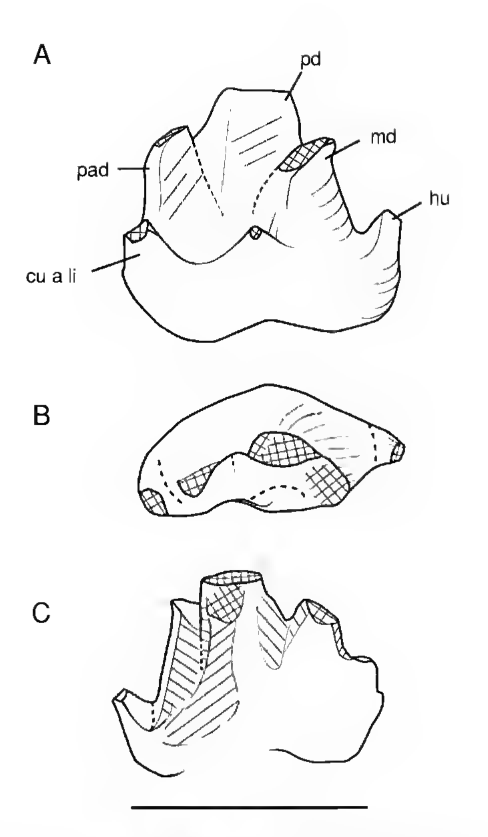


Fig. 3. — *Kuehneotherium* sp., molaire inférieure SNP 634. **A**, vue linguale ; **B**, vue occlusale ; **C**, vue labiale. Pour les abréviations, voir Fig. 1. Échelle : 1 mm.

Légion CLADOTHERIA McKenna, 1975
Sublégion ZATHERIA McKenna, 1975
Infraclasse indet.
Famille indet.
(Figs 4-8)

Un autre point à discuter concerne en effet le contenu de ce taxon. En 1976, Freeman (suivi en 1979 par Lillegraven *et al.*) attribua aux ? Peramuridae son nouveau genre *Palaeoxonodon* Freeman, 1976 du Bathonien moyen, créé pour une molaire inférieure droite endommagée au niveau du paraconide et qu'il considère comme intermédiaire « *in structure, between the lower molars of* Amphitherium, *where the talonid contains only one cusp and has no basin, and* Peramus, *where all three of the tribosphenic talonid cusps are present on the rim of a small but distinct talonid basin* » (p. 1054). En effet, chez *Palaeoxonodon* on observe certains caractères déjà mentionnés chez *Peramus*, quoique moins développés (Fig. 4) : présence d'une métacristide et d'un embryon encore plus étroit de bassin du talonide (dépourvu d'hypoconide), mais la facette d'usure verticale du métaconide, qui n'est d'ailleurs pas concave, se situe presque dans le même plan transversal que celle de la face postérieure du protoconide, situation qui rappelle un peu les dryolestoïdes mais aussi, certains symmétrodontes ; on peut donc l'interpréter soit comme un état primitif par rapport à *Peramus*, soit comme le témoignage d'une orientation différente, plus proche des dryolestoïdes. En tout cas, l'inclusion de *Palaeoxonodon* (au moins pour la molaire inférieure, voir ci-dessous) dans les Peramuridae fut entérinée par McKenna 1975 (mais non Prothero 1981) et par Butler 1990 (« *probably the oldest known peramurid* », p. 534) ; à noter la présence d'un cuspule antéro-labial mais l'absence de cuspule antéro-lingual, ce qui constitue un état dérivé par rapport à celui de *Peramus*.

En 1979, Dashzeveg créa le genre *Arguimus* Dashzeveg, 1979 pour un fragment de mandibule droite provenant du gisement mongol de Kohvbur (Aptien-Albien) et pourvu de trois prémolaires (p3-p5) et deux molaires (m1-m2). L'auteur considérait alors (p. 202) que « *the shape of the talonid of the lower molars, together with the degree of differentiation of its cusps (hypoconid, hypoconulid) are very similar* » chez *Arguimus* et *Peramus*, avec lequel il doit avoir une « *close phylogenetic relationship* » (Fig. 5). Et *Arguimus* figure avec *Palaeoxonodon* et *Peramus* dans les Peramuridae McKenna, 1975. Notre interprétation du spécimen mongol est différente. Nous considérons que les caractères dérivés de *Peramus* (sauf la molarisation de la dernière prémolaire, s'il s'agit bien d'une p5 chez *Arguimus* : l'interprétation, au moins sur le moulage, des alvéoles de la partie antérieure conservée de la mandibule est délicate) ne sont pas présents sur le type d'*Arguimus* : il existe une seule facette d'usure sur la face postérieure du trigonide, celles du protoconide et du métaconide étant en parfaite continuité ; la crête descendant du métaconide n'est pas une métacristide mais une entocristide, le tubercule du talonide auquel elle se relie étant

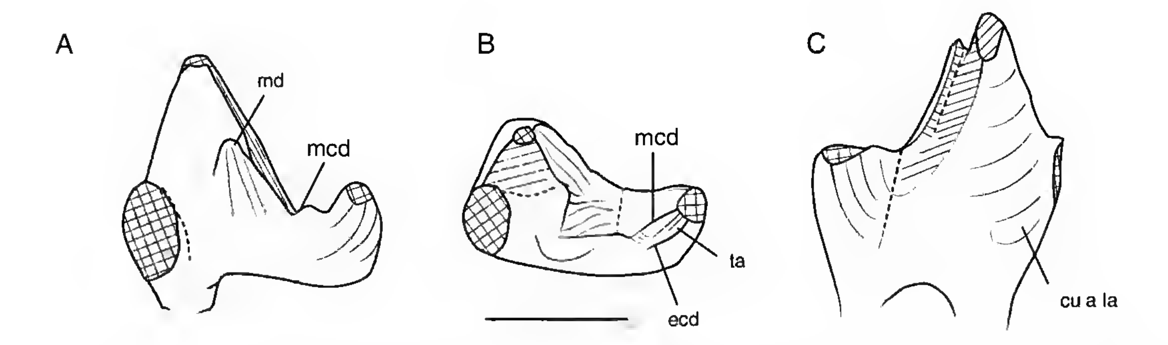


Fig. 4. — *Palaeoxonodon ooliticus*, molaire inférieure holotype BMNH 36508. **A**, vue linguale ; **B**, vue occlusale ; **C**, vue labiale. Échelle : 1 mm.

lingual et non labial et, s'il y a deux tubercules, le second est un dédoublement de l'hypoconulide du côté *lingual* ; d'ailleurs, Butler (1990) dénie l'homologie entre ces tubercules et ceux des mammifères tribosphéniques. Enfin, le sillon paraconal, il est vrai redressé, se trouve, sur m2, non sur la face labiale du métaconide, mais entre trigonide et talonide, comme chez les dryolestoïdes. La figuration originale du spécimen-type en vue occlusale fait illusion en donnant l'impression d'un talonide large ; en fait celui-ci consiste en une paroi élevée et redressée lingualement, d'où le redressement du sillon paraconal. Nous n'acceptons donc pas le rapprochement entre *Peramus* et *Arguimus*. D'ailleurs, après rédaction de ces lignes en 1994, est paru un article de Dashzeveg lui-même (1994), où cet auteur exclut *Arguimus* des Peramuridae, en raison de l'absence reconnue de bassin du talonide. Mais il maintient l'interprétation du talonide et de ses « trois » tubercules, ce à quoi nous ne souscrivons pas, pas plus qu'au rapprochement du genre avec *Amphitherium* ; et la « *cristid obliqua* » citée par cet auteur n'est, nous l'avons dit, qu'une entocristide. Signalons la face linguale plane du protoconide, très légèrement inclinée vers l'avant (elle est plane ou légèrement convexe chez *Peramus* et non inclinée vers l'avant, peu concave et non inclinée chez *Palaeoxonodon*). Il n'y a pas de cuspule antérieur, mais seulement, sur m2, un infime ressaut de la crête antérieure du paraconide.

En revanche, le genre *Arguitherium* Dashzeveg, 1994, publié dans le même article, présente indubitablement, sur l'unique molaire conservée (Fig. 6), une courte métacristide (et non une « *cristid obliqua* »), avec creusement de la face labiale du métaconide comme chez *Peramus* et sur les molaires tribosphéniques, creusement distinct de la facette affectant la face postérieure du protoconide, ainsi qu'un début de bassin du talonide [mais la facette d'usure dénommée 4 par l'auteur est située sous l'hypoconide (ou hypoconulide) et non sur la face distale de celui-ci : elle n'est donc pas équivalente à la facette 4 de Crompton (1971), mais à la facette 3, la facette dite 3 par Dashzeveg étant homologue de la facette 1 de Crompton]. La face linguale du protoconide est plane ou légèrement convexe et non inclinée vers l'avant ; sa face labiale est faiblement usée antérieurement, toutes différences avec *Arguimus*. Dashzeveg fait de *Arguitherium* le type d'une famille se distinguant des Peramuridae par la non-molarisation de p5 et l'absence de plusieurs tubercules sur le talonide. Ce dernier caractère est seulement un peu plus primitif dans le genre asiatique ; quant au premier, il est en effet différentiel, à moins que les dents conservées, identifiées comme p4, p5 et m1 chez *Arguitherium*, ne soient en fait p3, p4 et p5 [para- et métaconide de la dent interprétée comme m1 sont très peu développés (paraconide incliné vers l'avant)] ; mais, même dans ce cas, les prémolaires n'auraient pas les mêmes proportions relatives que chez *Peramus* où p4 est la plus haute ; enfin, il n'y a pas de cuspule antérieur sur m1. Nous pensons donc, avec Dashzeveg, que *Arguitherium* représente bien un taxon original, au niveau générique et peut-être familial, même s'il s'intègre dans la tentative tribosphénique ;

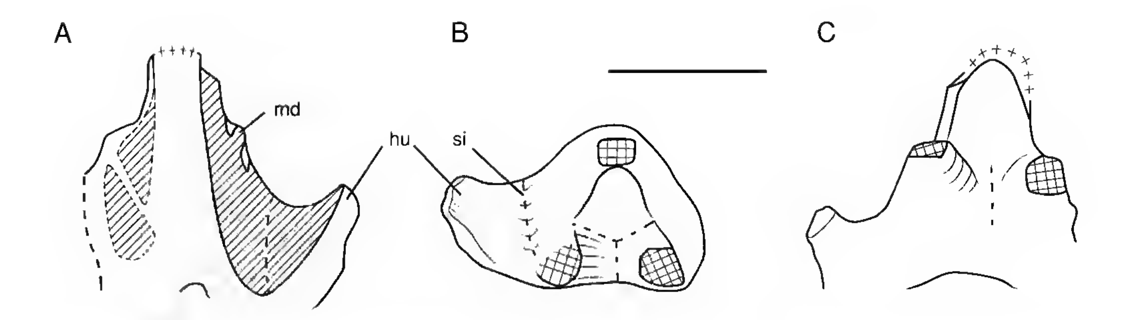


Fig. 5. — *Arguimus khosbajari*, molaire inférieure holotype GISPS 10-15. **A**, vue labiale ; **B**, vue occlusale ; **C**, vue linguale. Échelle : 1 mm.

peut-être a-t-il une certaine relation avec *Kielantherium* Dashzeveg *et* Kielan-Jaworowska, 1984, mais il persiste trop d'inconnues concernant la formule dentaire et la structure des molaires postérieures de ce taxon.

La molaire de Porto Dinheiro (Krusat 1969) est couramment incluse dans les Peramuridae (Butler 1990). On y observe la présence d'un cuspule antéro-labial (mais pas de cuspule antéro-lingual) et surtout d'un talonide trituberculé ; mais, comme le notent d'ailleurs Clemens & Mills (1971) et Butler (1990), il n'y a pas là non plus homologie entre ces tubercules et ceux d'une molaire tribosphénique (cette subdivision de l'hypoconulide peut intervenir chez certains dryolestoïdes, par exemple *Donodon* Sigogneau-Russell, 1991) ; le tubercule le plus labial n'est même pas, à notre avis, l'équivalent fonctionnel d'un hypoconide. En fait, ce talonide n'a rien de commun avec celui de *Peramus* ; il n'y a pas de métacristide, le sillon paraconal, de type dryolestoïde, est présent entre trigonide et talonide et il n'y a aucune indication de bassin du talonide ; celui-ci consiste en fait en une paroi verticale comme chez *Arguimus*. Nous excluons donc cette molaire des prétribosphéniques. Dashzeveg (1994) partage cette opinion puisqu'il considère que cette molaire « *shows a strong resemblance to the second lower molar of* Arguimus *and differs only in its somewhat broader and more massive hypoconulid* » ; à notre avis cependant, les deux échantillons sont très différents tant au niveau du trigonide, beaucoup plus fort sur la molaire de Porto Dinheiro et muni de tubercules plus distincts, qu'au niveau du paraconide plus lingual que le métaconide (situation tout à fait inhabituelle), et enfin du talonide, qui consiste en une paroi transversale nettement trituberculée, le sillon paraconal étant ici horizontal et non ascendant.

En 1927, Dietrich créa le genre *Brancatherulum* pour une mandibule droite édentée du Jurassique supérieur de Tanzanie et l'attribua aux Amphitheriidae, attribution que maintint Simpson (1928) tout en signalant ses affinités possibles avec *Peramus*. Kraus (1979) alla plus loin en classant *Brancatherulum* dans les ? Peramuridae, classement non entériné par Prothero (1981). L'analyse plus récente et approfondie de Heinrich (1991) laisse subsister le doute quant à sa situation parmi les Peramuridae ou les Paurodontidae.

Kuehne, en 1968, détermina comme cf. *Peramus* une mandibule édentée dont il rapprocha deux dents isolées, « *fitting in size the specimen cf.* », mais il ajoute que « *the two teeth show striking similarity to the Welsh symmetrodont from the Rhaetic* » (p. 121). Ces deux dents, déjà discutées par Clemens & Mills (1971) sont en fait très différentes l'une de l'autre : l'une présente un protoconide élevé, large, à peine concave lingualement et incliné vers l'arrière, un petit paraconide redressé, largement séparé d'un métaconide plus élevé, ces deux tubercules étant très comprimés, et tous les deux sont à peu près sur le même plan lingual. Il existe un petit cuspule antérieur lingual et un labial séparant un large sillon antérieur. Le talonide n'est pas conservé : seule sa base persiste : elle est large antéro-postérieurement et apparemment usée horizontalement, d'une façon dryolestoïde. Postérieurement, une côte discrète, due en fait à l'usure du métaconide, des-

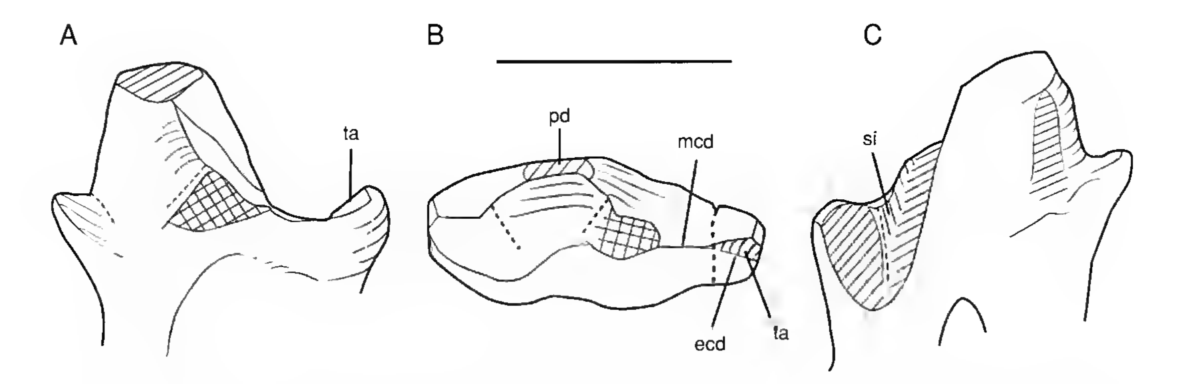


FIG. 6. — *Arguitherium cromptoni*, molaire inférieure holotype PSS 10-31. **A**, vue linguale ; **B**, vue occlusale ; **C**, vue labiale. Échelle : 1 mm.

cend entre celui-ci et le protoconide mais s'éteint avant d'atteindre le talonide ; il n'y a aucune indication d'une métacristide ni d'un creusement du métaconide. Le spécimen n'est manifestement pas un péramuride.

La seconde dent présente un protoconide élevé mais plus étroit, plus convexe labialement, fort incliné vers l'avant et un peu concave, un métaconide étroit et élancé contactant lingualement et à sa base un large paraconide (brisé très bas). L'existence d'un cuspule antéro-lingual est incertaine, mais il existe un net cuspule antéro-labial, le sillon antérieur étant cependant plus léger que dans le cas précédent. Le talonide est réduit à un tubercule bas, aigu et un peu décalé médianement ; une crête émanée du métaconide rejoint la pointe de cet hypoconulide ; il pourrait s'agir d'une métacristide, mais il n'y a aucune ébauche de bassin. Là encore l'appartenance à la lignée prétribosphénique paraît très incertaine.

En 1986, Bonaparte signala la découverte, dans des couches du Hauterivien d'Argentine, d'un crâne et d'une mandibule pourvue de dents pour laquelle il créa le genre *Vincelestes*, qu'il estimait relativement proche des Peramuridae [« *El grado de derivacion de los postcaninos inferiores* de Vincelestes neuquenianus [...] *coincide básicamente con los caracteres de* Peramus tenuirostris » (Bonaparte & Rougier 1987 : 354)], mais suffisamment distinct pour être classé dans une famille séparée, les Vincelestidae (Fig. 7). Nous souscrivons entièrement à cette distinction, autant en raison de la morphologie des molaires inférieures (Bonaparte & Rougier 1987) – molaires très simples, « *shelf-like* » paraconide, talonide unicuspide et sans bassin correspondant au « protocone », absence de métacristide – qu'en raison de la formule dentaire et de la denture supérieure (voir ci-dessous). L'analyse des caractères craniens de *Vincelestes* par Wible (1991) et Wible & Hopson (1993) en fait pourtant le groupe-frère des mammifères tribosphéniques, mais puisqu'il s'agit du seul crâne de thérien non tribosphénique publié à ce jour, sa situation ne saurait être autre ; cela ne présume en rien de la position de ce genre par rapport à la lignée prétribosphénique.

Enfin, Brunet *et al.* (1991) attribuèrent aux Peramuridae une « grosse » dent inférieure du Barrémien du Cameroun (CAM 282, Fig. 8) ; l'examen du spécimen très roulé montre un trigonide très aplati, la présence d'un minicuspule sous-jacent et à peine lingual par rapport au paraconide, un métaconide très bas et plus lingual que le paraconide, et un très court talon unicuspide relié au métaconide par une crête haut située sur la face linguale et à peine inclinée distalement, qui ne saurait donc être considérée comme une métacristide, mais plutôt comme une entocristide (mais la dent est assez roulée). Cependant, le sillon paraconal est là encore redressé et surtout affecte nettement la face labio-postérieure du métaconide, rappelant *Arguitherium*. Il semble donc possible qu'on ait là le représentant tardif d'une étape primitive en direction tribosphénique ; l'absence d'esquisse de

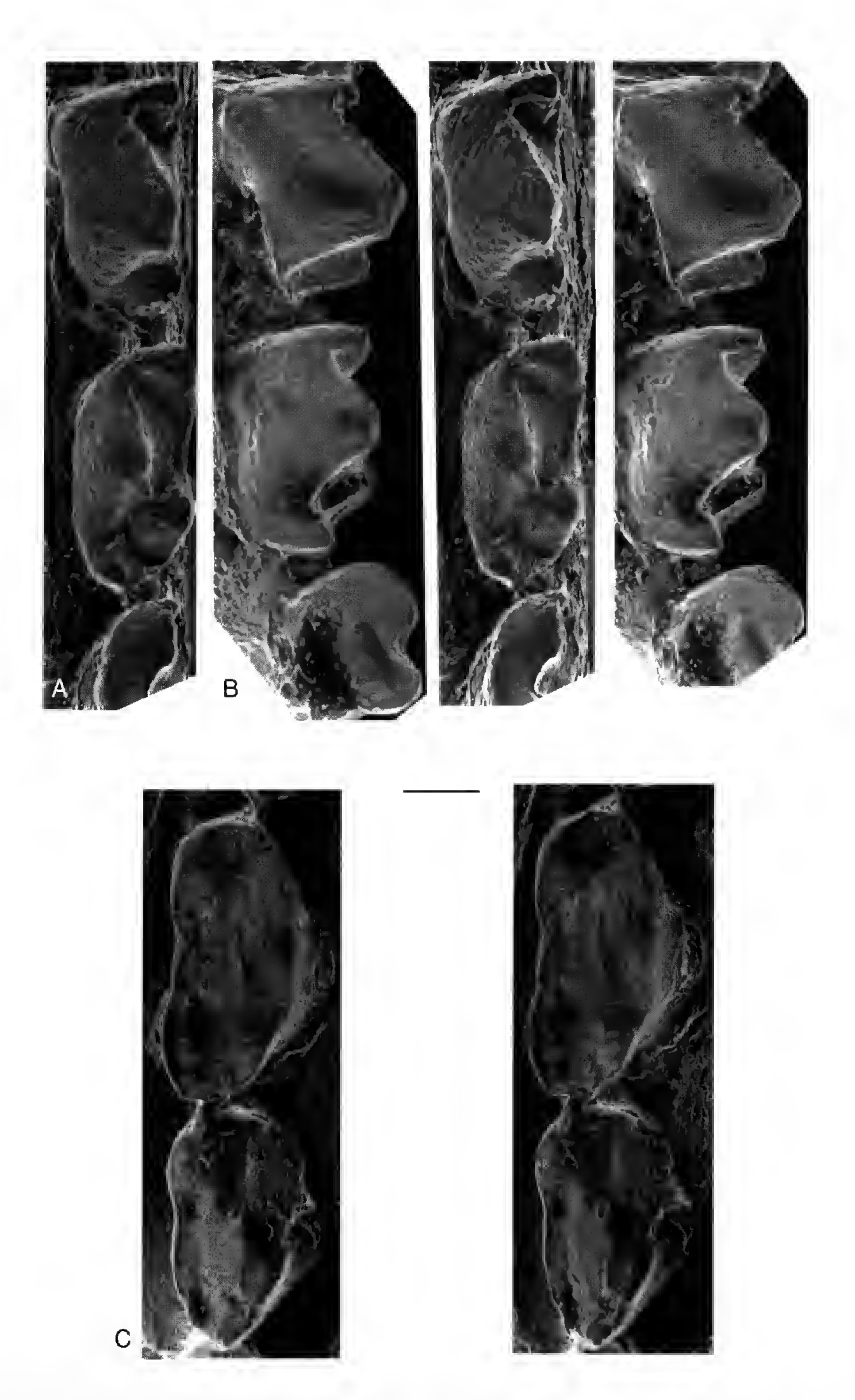


Fig. 7. — *Vincelestes neuquenianus*. **A**, **B**, molaires inférieure holotype MACN N-01 en vues occlusale et labiale ; **C**, M1 supérieure droite MACN N-04 en vue occlusale. Stéréophotos MEB. Échelle : 1 mm.

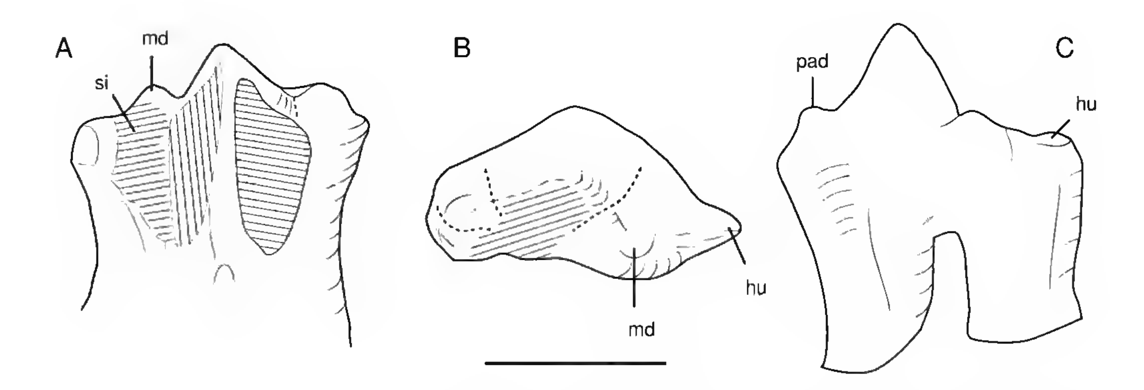


FIG. 8. — ? *Abelodon abeli*, molaire inférieure CAM 283. **A**, vue labiale avec facettes d'usure ; **B**, vue occlusale ; **C**, vue linguale. Échelle : 1 mm.

bassin du talonide pourrait faire interpréter cette dent comme une dernière prémolaire : la comparaison avec la p5 de *Peramus* ne s'oppose pas à une telle interprétation, bien que dans ce dernier cas, le talonide soit déjà plus étalé distalement. Au contraire, la différence est grande avec la dernière prémolaire d'*Arguitherium*, mais une certaine ressemblance unit cette dent avec la m1 de ce genre ; cependant, les tubercules du trigonide sont mieux individualisés tandis que le talonide est moins évolué.

En résumé, on peut reconnaître, avec *Palaeoxonodon*, *Peramus*, *Arguitherium*, CAM 282, les témoins de diverses tentatives vers l'acquisition de la tribosphénie, avec creusement du métaconide par le sillon paraconal, l'individualisation d'une métacristide et, enfin, la formation d'un bassin du talonide pluricuspidé. Ce mode d'usure du métaconide correspond à un mode masticatoire différent de celui de la lignée dryolestoïde (Butler 1972) et ceci dès le Juras-sique moyen. Le cuspule antéro-lingual peut être considéré comme la persistance, dans cette lignée, d'un caractère primitif, mais le cuspule antéro-labial, avec son usure très caractéristique, s'intègre dans ce mode de fonctionnement. Il n'est toutefois pas possible de définir un taxon Peramura ni même Peramuridae, puisque les spécialisations mentionnées ci-dessus se retrouvent chez les premiers mammifères tribosphéniques [c'est ainsi que la différence n'est que de degrés entre une molaire inférieure de *Kielantherium* (Dashzeveg & Kielan-Jaworowska 1984) et celle de *Peramus* ; de même, entre un talonide de ce dernier et GS 316 du même gisement décrit par Sigogneau-Russell & Ensom 1994], et aucun caractère dérivé connu à ce jour n'unit ces diverses formes (mais nous ignorons pratiquement tout de l'anatomie osseuse ! Signalons seulement que la mandibule est relativement plus grêle chez *Peramus* que chez *Arguitherium*, et davantage chez celui-ci que chez *Argumus*) ; et l'état de « p5 » sépare au moins deux entités.

Nous terminerons cette discussion par des remarques sur *Amphitherium* (Fig. 9). Les relations de ce genre avec *Peramus* ont été analysées par Mills (1964) et Clemens & Mills (1971) qui concluent à l'existence de deux lignées distinctes. L'examen de la face postérieure du trigonide (dépourvu de sillon sur le métaconide) appuie ce point de vue ; pourtant, il semble que l'on puisse identifier, sur BMNH M36822, une métacristide distincte de l'entocristide et isolant une surface du talonide très inclinée lingualement, ce qui nous conduit à une conclusion différente de celle de Prothero (1981), qui y voit le groupe-frère des Dryolestida (*Amphitherium* et Dryolestida formant les Dryolestoidea par opposition aux Zatheria : *Peramus* plus Tribosphenida). Les caractères invoqués par cet auteur à l'appui de cette interprétation concernent :

1. Le degré de transversalité du mouvement masticatoire, estimé chez *Amphitherium* par Butler (1972) à 5° de plus que chez *Peramus* et ainsi situé dans la marge de variation de celui des Dryolestidae ; une différence aussi faible, et qui

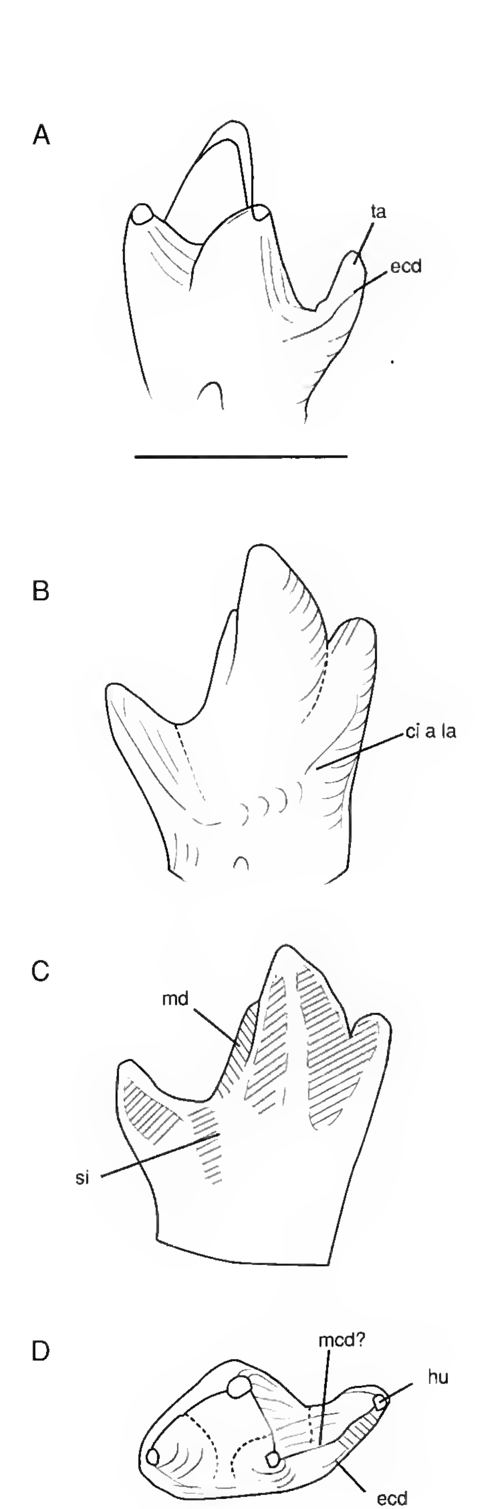


FIG. 9. — *Amphitherium* sp., molaire inférieure BMNH M 36822. **A**, vue linguale ; **B**, vue labiale ; **C**, la même, avec facettes d'usure ; **D**, vue occlusale. Échelle : 1 mm.

plus est fondée sur une estimation, ne saurait fonder une relation phylogénétique ; mais, surtout, nous interprétons cette direction du mouvement chez *Amphitherium* comme un caractère primitif (voir ci-dessous).

2. Le nombre des molaires qui serait en augmentation depuis *Kuehneotherium* dans la lignée Dryolestoidea ; or, le nombre estimé de molaires par Mills (1984) chez *Kuehneotherium* est de six, comme chez *Amphitherium* (Butler comm. pers. 1997) ; là encore, il s'agirait donc du maintien d'un caractère primitif, comme celui des facettes d'usure A et B sur le protoconide de certaines molaires.

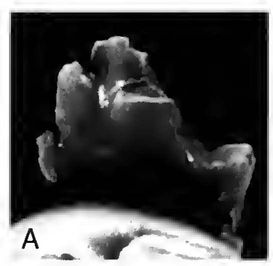
3. Le cingulum antéro-labial lierait *Amphitherium* avec les symmétrodontes et les dryolestoïdes ; on peut encore interpréter ce caractère comme primitif ; on le trouve aussi, plus ou moins développé, sur les molaires de *Peramus* BMNH 47339, et son développement est également variable selon la molaire d'*Amphitherium* considérée.

4. L'inégalité des racines des molaires : c'est le cas aussi pour les « péramurides » d'Anoual (voir ci-dessous) et, semble-t-il, pour la molaire de *Palaeoxonodon* ; mais l'inégalité est beaucoup plus accentuée chez les dryolestides.

5. Le paraconide incliné vers l'avant : sur l'échantillon considéré au moins (BMNH 36822), le paraconide est totalement redressé ; ce caractère est donc variable et ne peut pas constituer un lien avec les dryolestoïdes ; en tout cas, il n'est jamais « *shelf-like* », de type dryolestoïde.

6. Le cingulum de la dernière prémolaire se retrouve aussi chez les symmétrodontes et *Prokennalestes*.

Enfin, le processus angulaire est équivalent chez *Amphitherium* et les Zatheria de l'avis même de Prothero. L'allongement du talonide et son empiètement sur le trigonide adjacent sont considérés comme autapomorphies ; mais la présence d'une métacristide séparée d'une faible entocristide et la présence d'un minime bassin du talonide (BMNH 36822), un caractère jamais mentionné auparavant sur cet échantillon, constituent sans aucun doute une apomorphie partagée par les Zatheria (le talonide n'est pas, contrairement aux affirmations de Prothero, plus développé chez *Palaeoxonodon*, mais il l'est davantage dans le





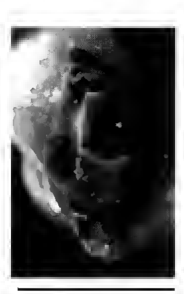



FIG. 10. — *Magnimus ensomi* n.g., n.sp., molaire inférieure droite DORCM GS 332. **A**, vue linguale ; **B**, vue occlusale. Stéréophotos. Échelle : 1 mm.

sens tribosphénique). Il nous apparaît donc qu'*Amphitherium* constitue plus vraisemblablement le groupe-frère des Zatheria.

Reste la question des rapports de ce genre avec *Palaeoxonodon*, tous deux du Jurassique moyen anglais. Malheureusement, ce dernier genre n'est actuellement connu que par la molaire-type où le paraconide manque et par une autre molaire également dépourvue de paraconide. Dans les deux genres, le trigonide est différent de celui de *Peramus* : plus resserré, dépourvu de cuspule antéro-lingual mais pourvu d'un cingulum antéro-labial, paraconide et métaconide sur le même plan lingual. Cependant, il apparaît que les deux genres diffèrent l'un de l'autre, par la taille (un peu plus faible chez *Palaeoxonodon*), par le métaconide mieux détaché du protoconide en vue postérieure chez ce dernier et présentant un début de creusement par le paracone, donc un mouvement masticatoire différent de celui d'*Amphitherium* ; mais surtout le talonide y est moins incliné distalement et ne chevauchait probablement pas la dent adjacente ; enfin, il n'y a pas de ressaut sur la métacristide chez *Amphitherium*. Si la distinction des deux genres paraît donc justifiée, la ressemblance entre eux parle aussi en faveur de la position d'*Amphitherium* au voisinage de la lignée Zatheria et le mélange de caractères plus primitifs et plus spécialisés d'*Amphitherium* par rapport à *Palaeoxonodon* témoigne qu'il s'agit d'une lignée-soeur.

NOUVEAUX SPÉCIMENS

C'est dans ce contexte confus que viennent s'inscrire deux nouvelles dents de Purbeck et trois dents d'Anoual.

Les molaires inférieures récemment découvertes par P. Ensom dans la Formation Purbeck (DORCM GS 332 et 621(m3 ?)), elles-mêmes légèrement différentes l'une de l'autre par les détails morphologiques, sortent de la marge de variation de l'hypodigme de *Peramus* (Simpson 1928) par la taille plus grande (lg = 1,35 mm contre 1,20 mm pour la plus longue molaire de *Peramus tenuirostris*), par le paraconide relativement un peu plus petit et surtout par le talonide plus évolué ; ceci est surtout vrai pour DORCM GS 332 (brisée labialement sur toute sa longueur : Figs 10, 11) : ce talonide n'est pas incliné lingualement comme dans cette espèce, mais est bien délimité lingualement par une entocristide nette et il existe un véritable bassin du talonide ; par ailleurs, on peut identifier trois saillies sur le bord de ce bassin, dont une linguale, donc un entoconide (signalé aussi sur certaines molaires de *Peramus*). Deux petites saillies soulignent la base du cuspule antéro-lingual.

DORCM GS 621 (lg = 1,08 mm + (talonide incomplet) ; la = 0,62 mm (0,51 pour la plus large molaire de *Peramus tenuirostris*). Sur cette molaire (Fig. 12), dont l'émail est altéré, la crête linguale du cuspule antéro-lingual se poursuit par un court bourrelet ; labialement, une autre petite saillie antéro-basale isole un sillon antérieur correspondant à l'engrènement avec le talonide de la dent adjacente.

L'état incomplet de ces dents ne permet pas une identification certaine, bien que la constitution du talonide laisse soupconner la présence d'un taxon plus évolué que *P. tenuirostris* ; leur statut sera discuté avec celui des molaires supérieures (p. 120).

Des trois dents d'Anoual, SA 122 est la plus

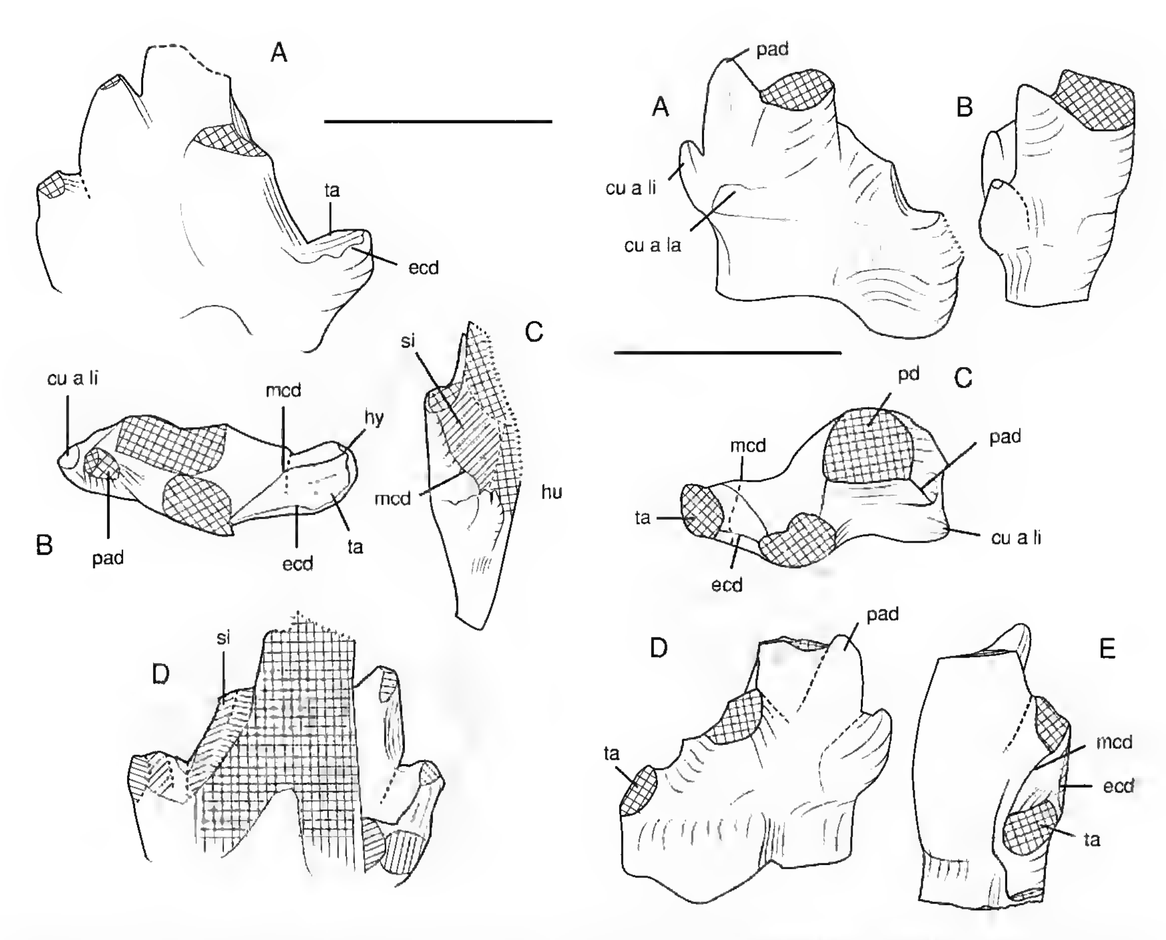


FIG. 11. — *Magnimus ensomi* n.g., n.sp., molaire inférieure DORCM GS 332. **A**, vue linguale ; **B**, vue oclusale ; **C**, vue postérieure ; **D**, vue labiale. Échelle : 1 mm.

FIG. 12. — ? *Magnimus ensomi*, molaire inférieure gauche DORCM GS 621. **A**, vue labiale ; **B**, vue antérieure ; **C**, vue occlusale ; **D**, vue linguale ; **E**, vue postérieure. Échelle : 1 mm.

complète (Fig. 13). Cette petite molaire inférieure gauche (lg = 0,71 mm ; la = 0,55 mm) est très caractéristique, présentant en particulier un trigonide resserré, où le protoconide, légèrement concave lingualement, fortement convexe labialement, est très légèrement incliné vers l'arrière à son sommet. Le métaconide, à peu près de même volume que le paraconide, est situé plus bas et légèrement moins élevé, et de position plus linguale. Il est entièrement masqué en vue labiale par le protoconide. Le paraconide, légèrement incliné antérieurement, est ceinturé lingualement par un bourrelet qui part du bord antérieur du métaconide, et qui culmine à l'avant en un cuspule antéro-lingual ; celui-ci est séparé par une encoche verticale d'un plus petit cuspule labial, lui-même prolongé par un bourrelet qui ceinture toute la base du protoconide ; cette encoche est donc un peu décalée labialement. Le talonide est court et situé relativement haut sur la couronne. Distalement, son bord occlusal forme une arête transversale légèrement concave où l'on peut isoler un gros tubercule disto-labial, interprété comme hypoconide ; celui-ci est relié au métaconide par une métacristide distale très nette. Du bord lingual de l'arête transversale, qui ne culmine pas à ce niveau en un tubercule distinct (hypoconulide), part lingualement une côte émoussée et légèrement anguleuse (ébauche d'entoconide ?), l'entocristide ; entre les deux cristides se trouve donc délimité un bassin très étroit, esquisse d'un bassin du talonide. Dans leur courte partie conservée, les deux racines sont restées accolées ; la racine distale est un peu plus longue

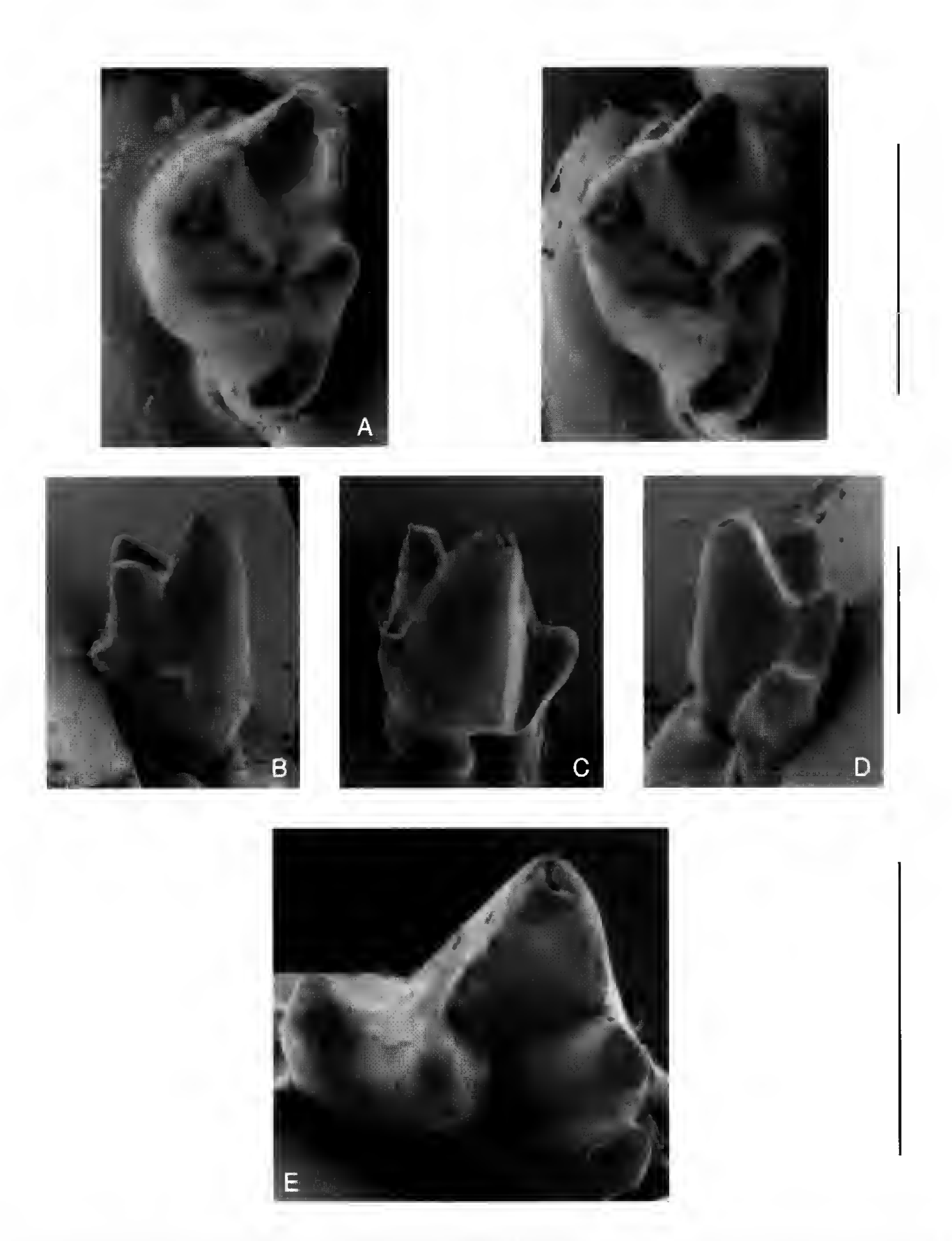


FIG. 13. — *Minimus richardfoxi* n.g., n.sp., molaire inférieure holotype SA 122. **A**, vue occlusale, stéréophotos ; **B**, vue antérieure ; **C**, vue labiale ; **D**, vue postérieure ; **E**, vue linguo-occlusale. Échelle : 0,5 mm.

que la racine antérieure du côté lingual, tandis que du côté labial la racine antérieure saille assez fortement, ceci étant lié à la convexité du protoconide. Une facette d'usure transversale marque la base postérieure du protoconide, et la face labiale du métaconide est creusée par un sillon net. Une surface moins nette peut être décelée sur la face antérieure de l'hypoconide. Il existe

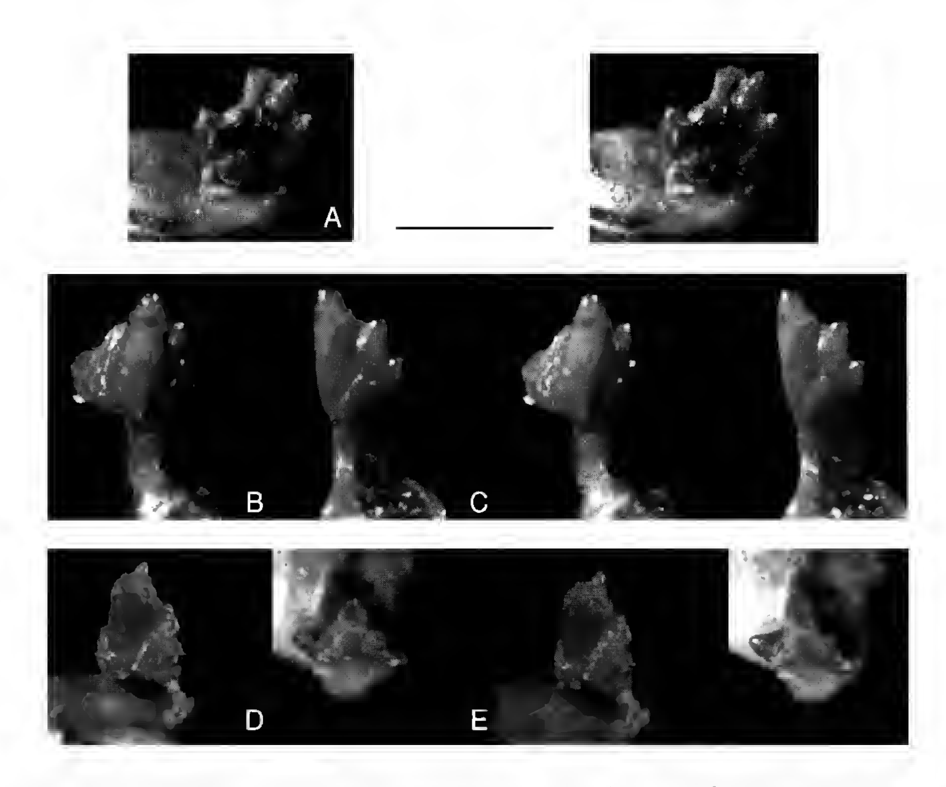


FIG. 14. — *Minimus richardfoxi* n.g., n.sp. **A**, molaire inférieure Sa 64, vue linguale ; **B**, molaire inférieure SA 10, vue labiale ; **C**, la même, vue antérieure ; **D**, molaire inférieure SA 64, vue postérieure ; **E**, la même, vue occlusale. Stéréophotos. Échelle : 1 mm.

enfin une facette de contact sur la face distale du talonide.

SA 10 (Figs 14B, C, 15), une petite molaire inférieure droite (lg = 0,72 mm ; la = 0,52 mm), a déjà fait l'objet d'une description et d'une comparaison détaillées (Sigogneau-Russell *et al.* 1990). Il convient de compléter cette description en insistant sur la présence et l'orientation d'un sillon d'usure paraconal qui creuse la face labiale du métaconide, formant donc un angle net avec la facette d'usure postérieure du protoconide, et la présence d'une faible entocristide distincte de la métacristide qui s'annonce, elle, très aiguë (le talonide est brisé) ; il n'est donc pas douteux qu'un petite zone du talonide était enfermée entre ces deux crêtes et que l'hypoconide et en tout cas l'hypoconulide se projetaient un peu labialement. En revanche, le paraconide est étalé antérieurement par rapport au protoconide ; il y a donc, non une mais deux facettes d'usure entre eux (A et 2 de Crompton 1971) : une sur la paroi postérieure du paraconide et une sur la face antérieure du protoconide. Une situation voisine peut s'observer sur certaines m1 de *Peramus* mais elle est surtout très semblable à celle d'un tinodontide triasique, par exemple SNP 113 L. La principale différence entre SA 10 et SA 122 concerne le bourrelet labial, dont il n'est pas certain qu'il était complet sur la première dent.

SA 64 (Figs 14D, E, 16) est une molaire inférieure gauche aussi petite (lg = 0,72 mm ; la = 0,43 mm) et initialement très bien conservée, mais qui a subi des dommages après sa découverte ; le métaconide en particulier est brisé, de sorte que sa taille par rapport à celle du paraconide ne peut être établie ; il était là encore un peu plus lingual que le paraconide. Comme les précédentes, cette dent présente un cuspule antéro-lingual développé et redressé, mais le cingulum antérieur lingual est plus discret ; au contraire, le cuspule antéro-labial se poursuit, ici, en un bourrelet sur presque toute la base du protoconide, comme sur SA 122 ; mais il n'y a pas d'encoche antéro-labiale. La compression du tri-

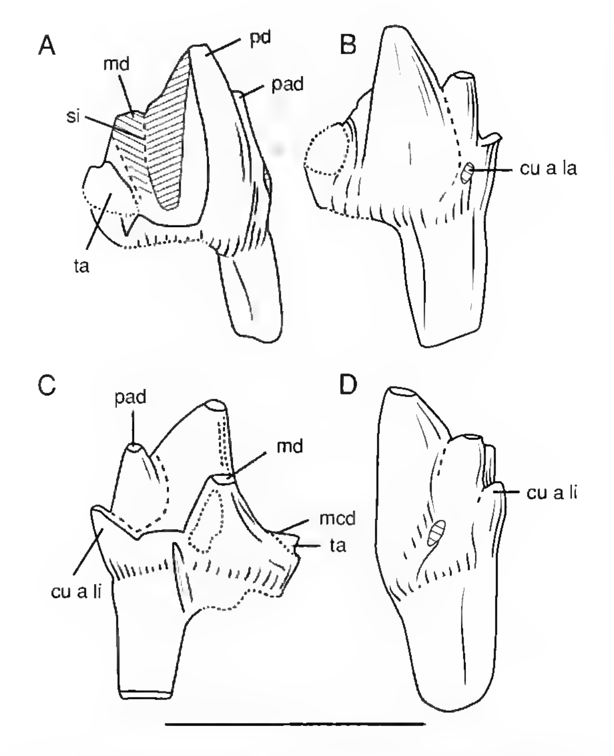


FIG. 15. — *Minimus richardfoxi* n.g., n.sp., molaire inférieure SA 10. **A**, vue labiale avec facettes d'usure ; **B**, vue labiale ; **C**, vue linguale ; **D**, vue antérieure. Échelle : 1 mm.

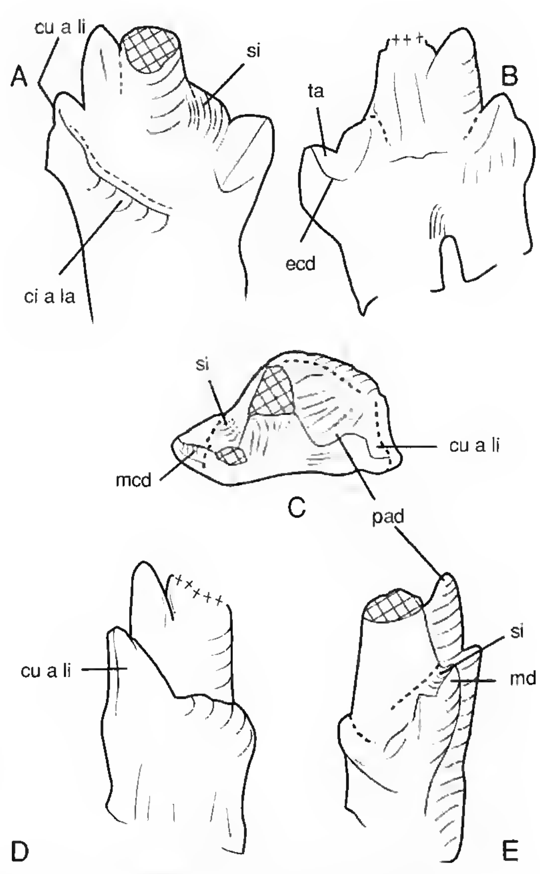


FIG. 16. — *Minimus richarfoxi* n.g., n.sp., molaire inférieure SA 64. **A**, vue labiale ; **B**, vue linguale ; **C**, vue occlusale ; **D**, vue antérieure ; **E**, vue postérieure. Échelle : 1 mm.

gonide est un peu moins accentuée. Le talonide de SA 64 est plus simple que celui de SA 122 : il montre un grand tubercule unique, se projetant quelque peu labialement et relié à la crête émanée du métaconide, interprétée comme une métacristide distale, très aiguë comme sur les deux dents précédentes ; l'entocristide est aussi faible que sur SA 10, donc moins nette que sur SA 122 et la minime partie du talonide enfermée entre les deux crêtes est étroite, inclinée lingualement et moins nettement concave. La racine postérieure de SA 64 est, lingualement, nettement plus étendue antéro-postérieurement que la racine antérieure ; celle-ci est plus arrondie labialement, parce que aplatie antéro-postérieurement comme sur SA 10. On retrouve la même facette d'usure verticale sur la face postérieure du protoconide et une facette redressée creusant ici encore ce qui reste de la face labiale du métaconide ; et on observe, comme sur SA 122 et SA 10, deux facettes d'usure indépendantes sur la paroi antérieure du trigonide.

En ce qui concerne l'interprétation de ces dents, nous avions mentionné (Sigogneau-Russell *et al.* 1990) les affinités « péramurides » de SA 10, l'incertitude principale concernant le talonide incomplet. La connaissance de celui de SA 64 et surtout de SA 122, et l'identification dans les trois cas, d'un sillon d'usure paraconal creusant la face postérieure du métaconide, d'une métacristide distale et d'une esquisse de bassin du talonide confirment ce rapprochement. Ces dents présentent, il est vrai, une morphologie du trigonide (cuspides aiguës et resserrées, grand développement du cuspule antéro-lingual, reste de cingulum lingual) plus proche de celle de certains tinodontidés que ne le sont les molaires de *Peramus* ; mais elles en diffèrent fondamentalement par le mode occlusal : présence d'une méta-

cristide et sillon paraconal sur le métaconide, distinction nette d'une entocristide (même très légère) et de la métacristide, minime bassin du talonide, convexité labiale du protoconide, tous caractères que nous avons relevés sur certaines molaires de *Peramus* (on retrouve d'ailleurs certains des caractères primitifs énumérés ci-dessus chez *Peramus* lui-même, chez qui la racine postérieure paraît aussi plus lingualement disposée ?). Par contre, la présence d'un cingulum labial apparaît comme une spécialisation connue chez les spalacothériides, les dryolestides et *Amphitherium*. La principale différence avec ce taxon se situe au niveau du cuspule antéro-lingual (absent dans ce genre), de la disposition des para- et métaconide et de la constitution du talonide, plus long et moins nettement excavé chez *Amphitherium* ; les racines y sont par ailleurs moins inégales. SA 10 et SA 64 paraissent donc bien se situer sur la tentative prétribosphénique, mais en deçà de *Peramus* et d'*Arguitherium* par l'état primitif du trigonide et le degré de développement du talonide. Quant à *Palaeoxonodon*, la molaire inférieure de ce genre ne présente pas de cuspule antéro-lingual ni de bourrelet lingual ou labial, mais un ressaut sur la métacristide (caractère variable chez *Peramus*). Ces dents représentent donc bien un taxon original.

Légion CLADOTHERIA McKenna, 1975
Sublégion ZATHERIA McKenna, 1975
Infraclasse indet.
Famille indet.
Genre *Minimus* n.g.

Espèce-type. — *Minimus richardfoxi* n.sp.

Étymologie. — Du latin *minus* (très petit) et *mus* (souris).

Diagnose. — Très petit thérien caractérisé par des molaires inférieures gardant un cuspule antéro-lingual bien développé, prolongé par un bourrelet antéro-lingual. Trigonide très resserré labialement et lingualement ; cuspule antéro-labial pouvant être prolongé en bourrelet ; persistance de la facette A ; face postérieure du métaconide creusée en sillon et individualisation d'une métacristide distale. Talonide peu étalé distalement, unicuspide mais esquissant un bassin incliné lingualement. Diffère de *Peramus* et *Palaeoxonodon* par le trigonide plus resserré, la persistance d'un bourrelet lingual, la présence d'un bourrelet labial, par le talonide nettement moins développé et la séparation plus nette des deux facettes d'usure postérieures du trigonide ; diffère en outre de *Palaeoxonodon* par la persistance du cuspule antéro-lingual ; diffère d'*Arguitherium* et CAM 282 non seulement par le resserrement du trigonide, mais par la présence du cuspule antéro-lingual, du bourrelet labial et le développement relatif beaucoup plus important des para- et métaconide. Enfin, l'inégalité des racines est plus accentuée que dans les trois taxons ci-dessus.

Minimus richardfoxi n.sp.
(Figs 13-16)

Holotype. — SA 122, molaire inférieure gauche ; lg = 0,71 mm ; la = 0,55 mm.

Matériel attribué. — SA 10, molaire inférieure droite ; lg = 0,72 mm ; la = 0,52 mm ; SA 64 molaire inférieure gauche ; lg = 0,72 mm ; la = 0,43 mm.

Localité et âge. — Synclinal d'Anoual, Haut Atlas oriental, Maroc ; ? Berriasien.

Étymologie. — En hommage au Professeur R. C. Fox, qui a bien voulu examiner avec patience et compétence divers autres manuscrits de l'auteur.

Diagnose. — Celle du genre par monotypie.

Commentaire

Il peut paraître un peu discutable d'attribuer ces trois molaires au même taxon, les différences principales se situant au niveau des bourrelets et de l'angulation du trigonide ; cependant, on observe, comme nous l'avons déjà signalé, sur une même denture de *Tinodon* Marsh, 1879 ou *Peramus tenuirostris*, et encore plus entre deux échantillons différents de cette dernière espèce, une notable variabilité des cuspides, du bourrelet lingual et de l'angle du trigonide. Les différences observées peuvent s'expliquer par une position différente dans la série dentaire, SA 64 représentant peut-être une première molaire (angulation moindre, absence d'encoche antéro-labiale pour la réception d'un hypoconide).

Gen. indet.
(Figs 17, 18)

SA 11 est une dent inférieure gauche assez grande

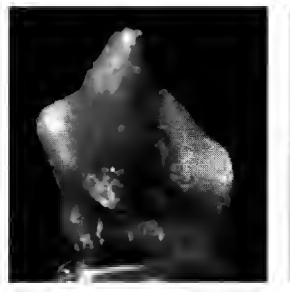



FIG. 17. — Gen. et sp. indet., prémolaire inférieure SA 11, vue labiale. Stéréophotos. Échelle : 1 mm.

(lg = 1,30 mm ; la = 0,58 mm), maintenant très roulée et usée au point qu'il n'en reste, si l'on ose dire, que le « squelette », l'émail ayant été érodé ; en outre, le talonide est incomplet distalement. Le trigonide est ici très aplati ; le paraconide est légèrement plus labial que le métaconide ; celui-ci est mal différencié du protoconide, au moins dans l'état actuel de la dent ; il est clair qu'il n'y avait pas de cuspule antéro-lingual. Il existe une crête élevée reliant un peu obliquement le métaconide à un talonide étalé distalement ; l'orientation de cette crête et le fait que le sillon paraconal creuse le métaconide, font penser qu'il s'agit bien d'une métacristide. L'hypoconulide n'est pas distinct, mais une concavité verticale creuse la face labiale du talonide. La partie supérieure restante des deux racines reste encore accolée ; elles devaient donc se séparer assez bas ; tout ce que l'on peut dire est que la racine postérieure était un peu plus longue antéro-postérieurement que la racine antérieure. Les deux facettes d'usure antérieures (paroi antérieure du protoconide, paroi postérieure du paraconide) sont bien distinctes. L'aplatissement du trigonide suggère qu'il pourrait s'agir d'une dernière prémolaire molari-

FIG. 18. — Gen. et sp. indet., prémolaire inférieure SA 11. **A**, vue occlusale ; **B**, vue labiale ; **C**, vue postérieure ; **D**, vue antérieure ; **E**, vue linguale. Échelle : 1 mm.

TABLEAU 1. — Répartition des caractères des molaires inférieures dans les taxons et spécimens considérés.

	Protoconid	Paraconid	Paraconid position *vs* metaconid	Paraconid size *vs* metaconid	Metaconid wear	Anterolabial cuspule	Anterolingual cingulum	Degree of devt of talonid basin	Hypoconid	Distal metacristid	Anterior wear facet
Peramus	inclined or mostly straight	mostly straight	more labial	narrower	labial, ascending	+	+	2	+	+	3 on m1 1 on m2-3
Palaeoxonodon	straight	?	lingual ?	?	light, posterior	0	+	1	0	+	2
Arguimus	straight	variable	labial	= or smaller	posterior	0 - m1 + - m2	0 ?	0	0	0	1
Arguitherium m1	straight	inclined anteriorad	more labial	smaller	labial, ascending	0	+	1	?	+	3
cf. *Peramus* 1	inclined	vertical	more labial	smaller	0 ?	+	+	?	?	0	3 ?
cf. *Peramus* 2	strongly inclined	?	more lingual	larger	0	0	+	0	0	crest, not homologous	?
Porto Dinheiro molar	slighty inclined	?	more lingual	= ?	?	0	+	0	pseudo	0	?
Vincelestes	inclined posteriory	shelf-like, inclined anteriorad	lingual	larger	posterior	0	0	0	0	crest, not homologous	2
CAM 283	straight	straight	more labial	= ?	labial, ascending	+	0	0	0	0	3
GS 332	straight ?	straight	more labial	smaller	labial, ascending	+	0 ?	2	+ ?	+	3
GS 621	straight ?	straight	more labial	smaller ?	labial, ascending	+	+	?	+ ?	+	1
SA 122	inclined	inclined anteriorad	more labial	=	labial, ascending	+	+	1	+	+	–
SA 10	slighty inclined	straight	more labial	≈ =	labial, ascending	+	+	?	?	+	3
SA 64	?	straight	more labial	?	labial, ascending	+	+	very small	0	+	3
SA 11	inclined	inclined anteriorad	=	= ?	labial, ascending	0	+ ?	0	0	0	3

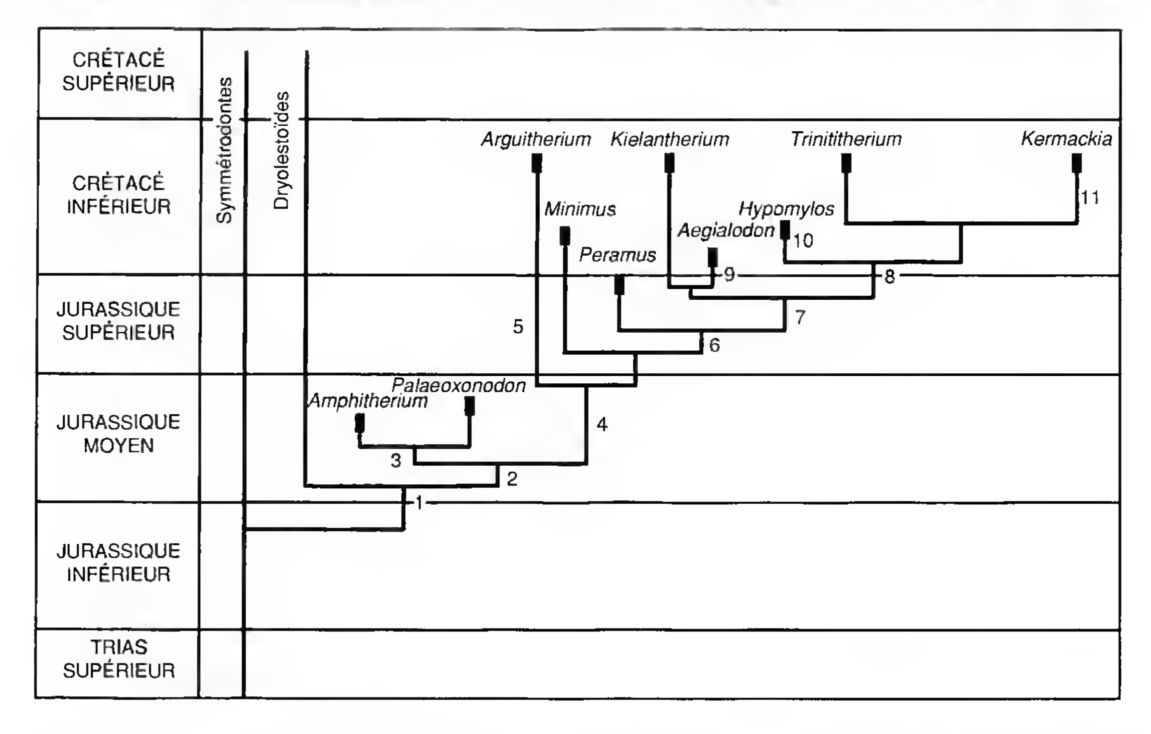
forme ; cette dent évoque d'ailleurs de façon étonnante la dernière prémolaire d'*Arguimus* mais le paraconide y est plus développé ; elle rappelle aussi CAM 282, mais para- et métaconide sont plus développés, le premier est incliné vers l'avant et non précédé d'un cuspule lingual. Quoi qu'il en soit, SA 11 a dû appartenir à un autre taxon que les deux dents précédentes et s'il s'agit bien d'une dernière prémolaire, son caractère molariforme confirmerait son inclusion dans la tentative prétribosphénique.

Ces nouvelles dents témoignent d'une diversification insoupçonnée des mammifères prétribosphéniques, diversification tant morphologique que phylogénétique. Les relations que l'on peut envisager entre les taxons connus par les dents inférieures et considérés dans cet article pourraient être celles envisagées dans le Tableau 2.
Par ailleurs, et dans l'état actuel des connaissances, rien ne permet de relier, du point de vue dentaire, les mammifères de grade péramuride aux monotrèmes du Crétacé moyen tels que représentés par *Steropodon* Archer *et al.*, 1985, *Kollikodon* Flannery *et al.*, 1995 et, probablement, *Ausktribosphenos* Rich *et al.*, 1997. Il semble bien que cette lignée se soit individualisée très tôt des autres thériens (« *no later than the Jurassic* », Flannery *et al.* 1995 : 419), en suivant un certain parallélisme avec la lignée tribosphénique : le cas des docodontes témoigne qu'un tel parallélisme dentaire est tout à fait plausible.

MOLAIRES SUPÉRIEURES

Le problème des « péramurides » se complique encore avec les dents supérieures attribuées à quelques-uns des taxons précédemment mentionnés.

Tableau 2. — Distribution des taxons représentés par des molaires inférieures et leurs possibles relations. **1**, disparition du bourrelet lingual sauf cuspule antéro-lingual ; vrai processus angulaire ; **2**, accroissement du talonide ; métacristide distincte de l'entocristide : esquisse de bassin du talonide ; **3**, disparition du cuspule antéro-lingual ; **4**, métaconide creusé sur la face labio-postérieure ; **5**, très petit paraconide incliné vers l'avant : disparition du cuspule antéro-lingual ; **6**, hypoconide ; tendance à disparition de tacette A ; **7**, tribosphénie ; **8**, perte du cuspule antéro-lingual ; **9**, **11**, entoconide ; **10**, très petit paraconide incliné vers l'avant. Les dents CAM 283 et SA 11, considérées comme des prémolaires, n'ont pas été prises en considération dans cet essai phylogénétique.



Légion CLADOTHERIA McKenna, 1975
Sublégion ZATHERIA McKenna, 1975
Infraclasse PERAMURA McKenna, 1975
Famille Peramuridae Kretzoi, 1946
Genre *Peramus* Owen, 1871
(Fig. 19)

En effet, Clemens et Mills, dans leur révision du genre *Peramus* (1971), attribuèrent à ce genre, suivant apparemment une suggestion initiale de Kermack et Mills (Clemens & Mills 1971 : 90) et sur de solides arguments morphologiques et fonctionnels, un maxillaire pourvu de huit post-canines fragmentaires dont les derniers éléments se télescopent maintenant un peu les uns dans les autres. Depuis lors, toutes les considérations sur les Peramutidae – ou les Peramura – sont fondées sur les dentures inférieure et supérieure conjointes, sans qu'il soit jamais fait mention du caractère toujours un peu aléatoire d'une telle association. Citons en particulier Crompton (1971), dans son étude de l'évolution de l'occlusion chez les mammifères thériens, qui en outre fonde son analyse de *Peramus* sur un lot complet de facettes d'usure des molaires supérieures [dont Clemens & Mills avaient pourtant écrit (p. 101) que « *wear facets cannot be clearly delimited* » et ils précisaient (p. 94) « *only one or two surfaces that are clearly the result of wear could be found, for example on the crests* » en raison de la jeunesse relative de l'animal, de sa petite taille et de la conservation imparfaite] ; ou l'analyse par ailleurs précieuse et plus récente de Prothero (1981).

Ces molaires supérieures attribuées à *Peramus* (Fig. 19), en fait difficiles à interpréter en raison de leur mauvais état de conservation au niveau antérieur et labial, sont caractérisées par une relative compression antéro-postérieure, un ectoflexus marqué (l'un et l'autre exagérés par la déformation ?), la position linguale du métacone, qui reste petit (mais variable selon les molaires) et

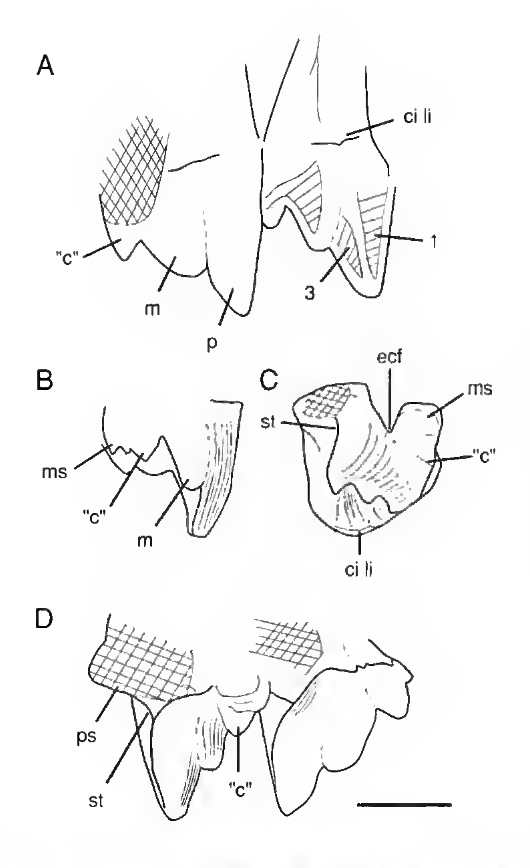


FIG. 19 — *Peramus tenuirostris*, molaire supérieure BMNH 21887. **A**, vue postéro-linguale de M1-M2 ; **B**, vue postérieure M1 ; **C**, vue occlusale M1 ; **D**, vue labiale M1-M2. « **c** », voir texte ; **ci li**, cingulum lingual ; **cu**, cuspule lingual ; **ecf**, ectoflexus ; **m**, métacone ; **ms**, métastyle ; **p**, paracone ; **ps**, parastyle ; **s**, sillon lingual du stylocone ; **st**, stylocone. **1**, **3**, facettes d'usure (selon Crompton 1971). Echelle : 1 mm.

faiblement détaché du paracone, la présence d'un modeste cingulum lingual, une faible préparacrista orientée plus verticalement que transversalement, un tubercule « c » accentué, un stylocone considéré par les auteurs antérieurs comme particulièrement petit et apparemment situé en retrait par rapport au bourrelet labial (mais il n'est pas impossible qu'il soit en fait altéré et donc ait été sous-estimé), un métastyle double et une région parastylaire modérément développée emboîtant la dent antérieure. Le nombre de racines y est, pour M1, de trois, pour M2, « *probably three* » et pour M3, deux (Clemens & Mills 1971).

Les principales questions concernent l'interprétation que l'on peut donner au métacone et au cuspule « c », au degré de développement et à la position du stylocone et à la signification du cingulum lingual, ce qui revient à se demander si de telles molaires dérivent directement de celles des tinodontides primitifs ou par l'intermédiaire d'une étape dryolestoïde (les plus anciens dryolestoïdes connus sont du Bathonien anglais).

Tout ce que je suis tentée d'appeler le « mythe *Peramus* » en tant que précurseur tribosphénique (pour les molaires supérieures) repose en fait sur la position linguale du métacone. Ce tubercule représente-t-il une néoformation (Crompton 1971) ou bien, comme l'interprètent en particulier Kermack *et al.* (1968) et Prothero (1981), est-il homologue du tubercule C (Crompton 1974, fig. 7D) des molaires supérieures de Theria primitifs (tinodontides) ? L'étude morphologique du matériel triasico-jurassique (*Kuehneotherium* et surtout *Woutersia*, Fig. 20) semble confirmer la seconde interprétation : il existe dans ce dernier genre deux tubercules linguaux accolés, offrant les mêmes relations que les para- et métacone chez *Peramus*, le tubercule postérieur étant presque sur le même plan lingual que le paracone (donc plus lingual que le stylocone) et plus proche de lui que ne l'est le stylocone [contrairement à la figuration de Crompton (1971), mais conformément à la figuration originelle de Kermack (1968) et comme on a pu le vérifier sur les échantillons de Saint-Nicolas] : le métacone existerait bien déjà chez ces formes et ne serait donc pas une formation *de novo* dans la lignée tribosphénique, mais primitif pour les Theria ; et ce serait son dédoublement (cuspule « c »), présent dès le Bathonien et sans doute corrélatif de l'élargissement transversal de la dent, qui serait secondaire (et d'ailleurs pas nécessairement homologue chez les non-tribosphéniques et les tribosphéniques). En outre, dans les lignées spalacothériides et cladothères, dont les molaires s'élargissent encore davantage transversalement, le métacone migrerait labialement. Si cette interprétation est exacte, la facette occlusale 3 des Zatheria (Crompton 1971), sur la face postérieure du paracone, serait homologue des facettes 3 + B des tinodontides (Crompton 1971), d'ailleurs non distinctes chez les thériens primitifs examinés : mais, alors que la facette B entre en occlusion avec la face antérieure du paraconide chez

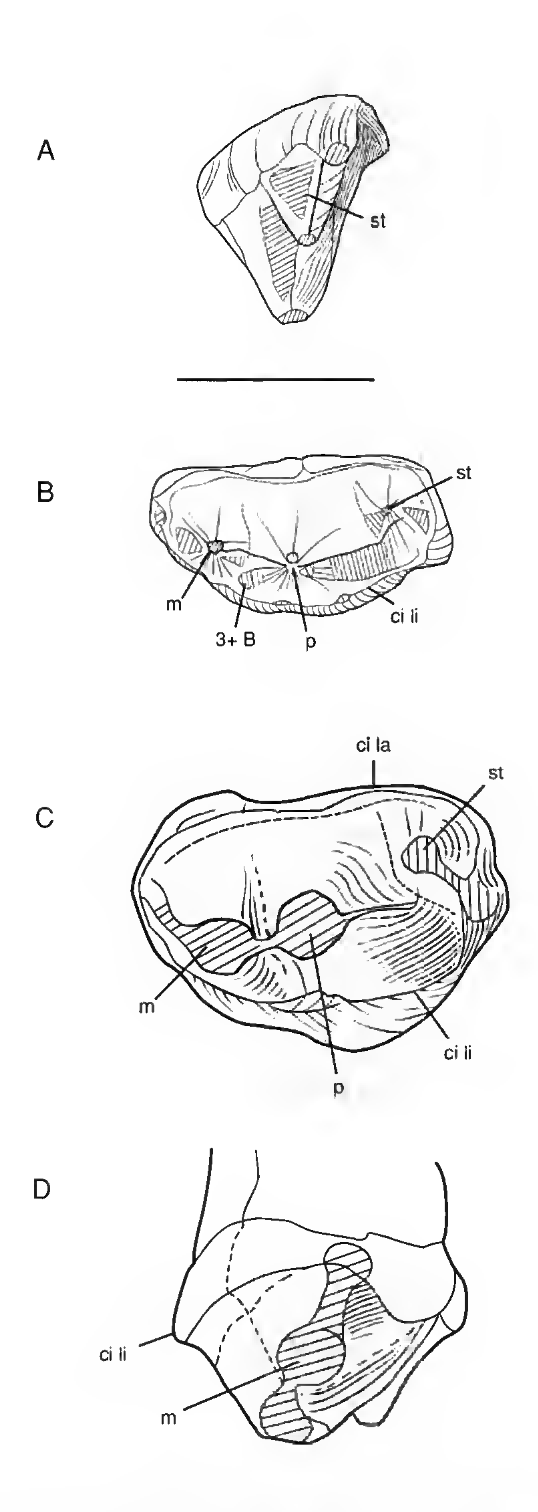


FIG. 20. — **A**, **B**, *Kuehneotherium* sp., molaire supérieure SNP 703W. **A**, vue antérieure ; **B**, vue occlusale ; **C**, *Woutersia mirabilis*, molaire supérieure SNP 52W, vue occlusale ; **D**, vue postérieure. Pour les abréviations, voir Fig. 18. ci la, cingulum labial ; B, facette d'usure (selon Crompton 1971). Échelle : 1 mm.

les Theria primitifs dépourvus de talonide et dont le paraconide n'est pas directement aligné avec la protoconide, la facette 3 répond, dans la lignée tribosphénique, à la facette de la face antéro-labiale du talonide qui se développe (« *metacone-hypoconid shear* »). Il y aurait donc modification occlusale en passant des Theria primitifs (tinodontides) à la lignée prétribosphénique. Depuis la rédaction de ces lignes, Hopson a publié dans un Abstract (1997) une interprétation selon laquelle *Amphitherium* et *Peramus* « *do not possess a cusp C [="C" de Crompton] distinct from the metacone. Therefore cusp C and the metacone appear to be homologous* » (p. 53A). Cette élégante façon de résoudre le problème repose vraisemblablement sur l'interprétation du tubercule situé, chez *Peramus* (faut-il redire que la molaire supérieure d'*Amphitherium* est inconnue) labialement au métacone, sur la postparacrista, comme un composant du métastyle ; pourtant, si ce tubercule est en effet moins proche du métacone que ne le schématise Crompton (1971, fig. 5A), il reste bien distinct du métastyle, en particulier sur la M1 ; et nous l'interprétons comme un tubercule supplémentaire « c » (Crompton 1971). Je considère donc que le métacone de *Peramus* et de la lignée tribosphénique est homologue du tubercule C des tinodontides ou en tout cas des woutersiides.

Le stylocone de *Peramus*, peut-être moins réduit qu'on ne le considère généralement, paraît bordé labialement par un bourrelet comme chez certains tinodontides. Là encore, cette situation serait primitive ; et la position tout à fait labiale qu'il occupe chez la plupart des dryolestoïdes, comme chez les tribosphéniques, serait dérivée [cependant, il est situé en retrait chez *Henkelotherium* Krebs, 1991, *Comotherium* Prothero, 1981 ou *Melanodon* Simpson, 1927 (Prothero 1981) ; mais on peut considérer que ceci est secondaire, car sur des molaires inédites de dryolestoïdes du Bathonien de Kirtlington, il est déjà tout à fait labial (Fig. 21D)]. En outre, la molaire supérieure de *Peramus* reste relativement étroite transversalement, davantage que chez les dryolestoïdes, ce qui confirme un rapprochement avec les tinodontides. Cependant, redisons que la région antérieure des molaires du seul spécimen de *Peramus* est d'interprétation très discutable ; il

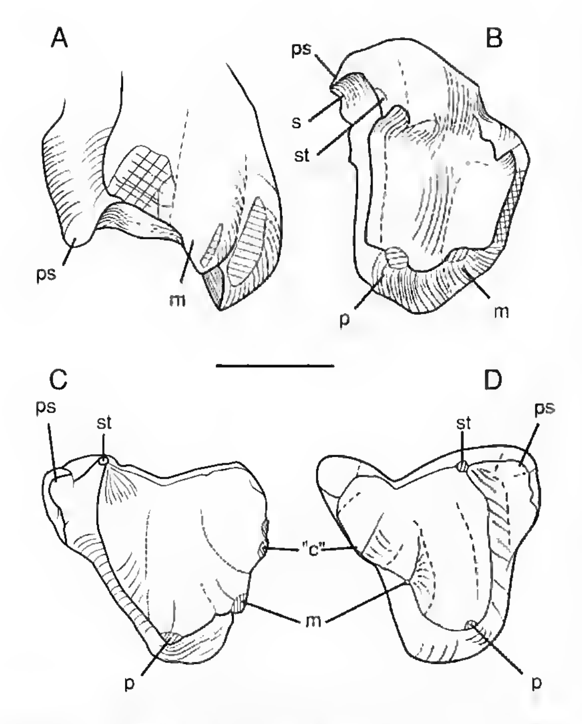


FIG. 21. — **A**, **B**, *Palaeoxonodon ooliticus*, dernière molaire supérieure BMNH M 36504. **A**, vue postérieure ; **B**, vue occlusale ; **C**, ? *Paleoxonodon ooliticus*, molaire supérieure BMNH M 36512, vue occlusale ; **D**, dryolestide indet. du Bathonien anglais, molaire supérieure BMNH M 36532, vue occlusale. Échelle : 1 mm.

n'est pas impossible que le stylocone ait été bien développé et entièrement labial, donc non conservé ; l'absence apparente de sillon sur la face linguale du stylocone n'est pas non plus assurée. Sur ce point si important, l'incertitude persiste.

Quant au bourrelet lingual légèrement cuspidé, doit-il être considéré comme une ébauche de protocone (Butler 1990), donc comme un caractère dérivé, ou comme un reliquat (Crompton 1971) chez des formes qui, descendant de tinodontides et comme le suggère Fox (1975), avaient semble-t-il « intérêt » à perdre cet encombrant bourrelet des thériens primitifs pour une occlusion plus précoce ? Il semblerait en tout cas, au vu de ces divers arguments, que la denture de *Peramus* soit directement dérivée de celle des tinodontides, sans passer par une étape dryolestoïde. En résumé, les spécialisations de ces molaires supérieures de *Peramus tenuirostris* par rapport à celles des Theria primitifs sont la relative compression transversale, la présence d'un ectoflexus, d'un cuspule « c », la possible réduction du stylocone, le contact fonctionnel métacone-hypoconide, la présence d'un lobe parastylaire, l'acquisition d'une troisième racine.

Si l'attribution de ces dents au genre *Peramus* est exacte, il existe un décalage entre l'évolution des molaires supérieures et des molaires inférieures, le talonide se formant (Crompton 1971 ; Fox 1975) avant que le protocone ne s'esquisse, cette formation étant corrélative d'un mode occlusal différent. En fait, alors que l'on dispose de toute une série de dents inférieures avec le talonide à divers stades évolutifs (*Peramus*, *Kielantherium*, *Trinititherium* Butler, 1978, *Hypomylos*, *Kermackia* Slaughter, 1971) on ne connaît aucun intermédiaire morphologique entre la molaire supérieure sans protocone de *Peramus* et la molaire parfaitement tribosphénique : *Picopsis* Fox, 1980 ou *Potamotelses* Fox, 1972 semblent constituer les étapes les plus primitives pour ce caractère, mais ces formes du Campanien sont elles aussi des reliques (*Picopsis* étant dérivé à d'autres égards). De même, le creusement vertical du métaconide par le paracone semble précéder le creusement du stylocone par le protoconide.

Légion CLADOTHERIA McKenna, 1975
Sublégion indet.
Infraclasse indet.
Famille indet.
(Figs 7, 21, 22)

L'attribution de molaires supérieures au genre bathonien *Palaeoxonodon* défini, nous l'avons vu, sur une molaire inférieure, peut-elle contribuer à résoudre les questions posées par l'interprétation de *Peramus* ? En effet, Freeman associa (1976, 1979) à la molaire inférieure type, trois molaires supérieures [BMNH M 36504 (Fig. 21A, B), BMNH M 36530 et BMNH B36512 (Fig. 21C)], « *chiefly because they are similar in size to the two lower molars* » ; ces dents ne furent pas prises en compte dans l'analyse de Prothero (1981). Butler (1990) reprend pourtant cette identification, attribuant à M 36504 une position – très vraisemblable – de dernière molaire. Cependant, sur M 36504, le métacone occupe

une position plus linguale que sur M 36530 et 36512 (sans atteindre celle observée chez *Peramus*) ; or, chez les dryolestoïdes chez qui cette dernière molaire est connue, le métacone y occupe la même position relative que sur les molaires les plus antérieures. Il semblerait donc que, si M 36504 représente une molaire supérieure de *Palaeoxonodon*, les deux autres, 36512 et surtout 36530 représenteraient plutôt des dryolestoïdes [quoiqu'elles soient un peu différentes des dryolestoïdes du même gisement, en particulier dans la région parastylaire (Fig. 21D)]. Cependant, même M 36504 est plus large transversalement que ne le sont les molaires de *Peramus* (donc plus spécialisée dans un sens dryolestoïde), la preparacrista est plus transversale (un peu comme chez les dryolestoïdes) et le stylocone, bien développé, est entièrement labial, tous caractères de dryolestoïde ; enfin, il n'y a pas trace de bourrelet lingual. Autrement dit, à quelque taxon qu'elle appartienne, M 36504 est morphologiquement intermédiaire entre une dent de type dryolestoïde et une dent de *Peramus* (avec, en particulier, la même relation métacone-paracone), un peu comme l'était la molaire inférieure, avec l'absence de creusement du métaconide labial mais la présence d'une métacristide. Il faut admettre alors, soit que *Peramus* ait passé par une étape « *dryolestoid-like* », soit, ce qui est plus vraisemblable, que « *Palaeoxonodon* » (M 36504) se situe sur une branche latérale par rapport à *Peramus*, plus spécialisée au niveau du bourrelet lingual, de la migration labiale du stylocone, de l'élargissement transversal. C'est à une conclusion similaire qu'avait mené l'analyse de la molaire inférieure de ce genre.

En 1990, Brunet *et al.* attribuèrent aux Peramuridae le genre *Abelodon* créé pour une molaire supérieure relativement grosse du Barrémien du Cameroun : cette dent, malheureusement assez endommagée (Fig. 22), est large transversalement, mais présente un profond ectoflexus ; le paracone est dominant, le métacone petit et quelque peu décalé labialement par rapport au paracone ; le cuspule « c » était apparemment bien développé mais est cassé très haut ; de même, le stylocone, complètement labial, présente une large surface de section ; le parastyle était certainement aussi assez fort, avec un petit prolongement antéro-lingual ; et le sillon creusant la base du stylocone est très étendu lingualement. Il n'y a pas de cingulum lingual. La dent était portée par trois racines. Les auteurs en font un Peramuridae sur la base de l'ectoflexus et du métacone ; le premier caractère se retrouve sur certains dryolestoïdes ; quant à la position du second, elle rappelle, comme le signalent les auteurs, « *Palaeoxonodon* » BMNH M 36512 ; de même, l'absence de cingulum lingual. On ne connaît malheureusement pas les relations exactes sur cette dent des para- et métacone, ni les facettes d'usure correspondantes. Si l'on admet que le sillon creusant le stylocone constitue une unique spécialisation tribosphénique, *Abelodon* représente une tentative dans cette

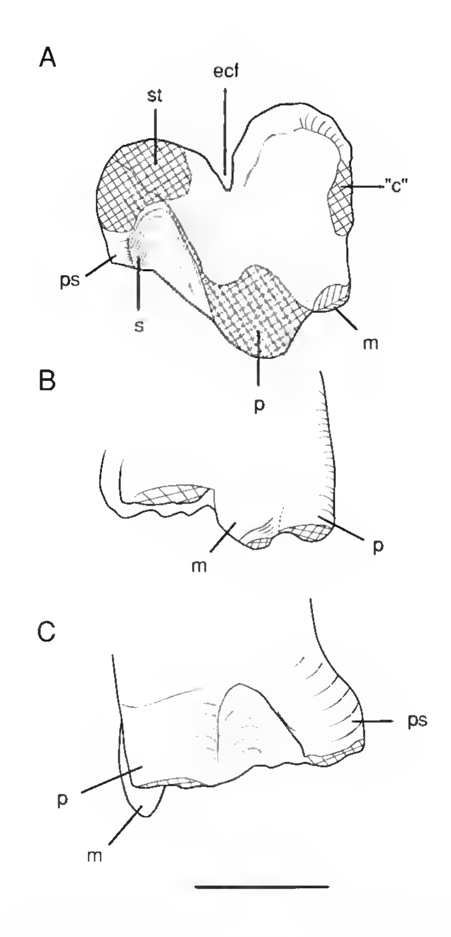


FIG. 22. — *Abelodon abeli*, molaire supérieure gauche holotype CAM 282. **A**, vue occlusale ; **B**, vue postérieure ; **C**, vue antérieure. Échelle : 1 mm.

direction, bien que le métacone ne soit pas lingual.
Pour le genre *Vincelestes* enfin, du Valanginien d'Argentine, la description sommaire de la denture supérieure par Bonaparte & Rougier (1987) fait état d'une première et deuxième molaire avec paracone et métacone parfaitement alignés antéro-postérieurement et d'un mini « protocone » lingual ; ces dents, munies d'un bourrelet labial denticulé, étaient supportées par trois racines. Et *Vincelestes* fut cité à plusieurs reprises comme représentant un état primitif de la molaire tribosphénique (par exemple, Butler 1990). C'est ainsi que Hopson & Rougier (1993) voient les dents de *Vincelestes* comme des éléments « *slightly more advanced toward those of tribosphenic therians than are the molars of the Late Jurassic* Peramus » (p. 271). L'examen de l'échantillon MACN-N04, dont le Dr Rougier a bien voulu me procurer un moulage (Fig. 7C), montre cettes un tubercule basal lingual évoquant un pré-protocone, mais l'apparente égalité (les dents sont très usées) des para- et métacone, l'incertitude concernant la présence d'un stylocone, l'absence d'ectoflexus comme de lobe parastylaire, l'étroitesse de la partie labiale, joints à la configuration des molaires inférieures ainsi qu'à l'extrême spécialisation de la formule dentaire (cinq postcanines seulement), de la canine supérieure très développée, de la morphologie des incisives supérieures et inférieures, font douter d'un rapprochement avec *Peramus*. Il semble donc qu'il faille être extrêmement prudent dans l'interprétation des molaires supérieures de ce genre et dans une tentative d'homologie des tubercules : il nous paraît plus vraisemblable d'envisager le développement parallèle de certains caractères dentaires avec ceux de la lignée tribosphénique, dans une branche tout à fait indépendante de thériens. D'ailleurs aucune forme tribosphénique n'est connue dans le Crétacé supérieur d'Argentine, ce que l'on pourrait attendre si *Vincelestes* constituait un représentant précoce ou la première tentative d'une telle lignée.
Enfin, Canudo & Cuenca-Bescos (1996) ont interprété comme P5 d'un nouveau péramuride (*Pocamus pepelui*) une dent du Barrémien inférieur de Galve (Espagne). Les figurations proposées ne permettent pas de juger cette attribution.
En résumé, on constate à nouveau l'existence, au cours du Mésozoïque, d'une ou plusieurs lignées de Theria dont les molaires supérieures garderaient le rapprochement paracone-métacone des tinodontidés primitifs, tout en s'élargissant transversalement, en développant un profond ectoflexus, un cuspule « c », un lobe parastylaire, la division des racines en trois éléments ; dans le même temps, le stylocone devient tout à fait labial : ces six derniers caractères se retrouvent chez certains dryolestoïdes, comme la tendance à perdre le bourrelet lingual. Et aucune spécialisation qui leur soit propre n'unit les formes examinées ci-dessus.

Nouveaux spécimens

Parmi les nouvelles dents découvertes par P. Ensom dans la Formation Purbeck figure un élément qui nous intéresse ici. DORCM GS 627 est une molaire supérieure droite, très roulée, en grande partie dépourvue d'émail et dont le métacone est brisé dès la base (Figs 23, 24). Assez grande, elle présente un paracone relativement petit (petitesse accentuée par l'absence d'émail), mais apparemment guère plus long à la base que le métacone. Celui-ci, accolé au paracone, se situait sur le même plan lingual que ce dernier. Une encoche sépare le métacone d'un méplat qui doit représenter le cuspule « c » plus le métastyle. Antérieurement, la preparacrista, d'abord verticale, devient transversale pour rejoindre, en s'atténuant fortement, une surface usée sur le bourrelet labial, qui pourrait correspondre à la base du stylocone, mais celui-ci ne pouvait pas être très développé. Lingualement, un sillon très redressé creuse la base de ce stylocone et isole la région parastylaire, étendue et incurvée. Labialement l'ectoflexus est à peine indiqué. Il n'y a aucune indication de bourrelet lingual (toutefois, l'absence d'émail incite à la prudence). La dent était portée par trois racines, mais la racine linguale ne se détachait totalement que très haut. La comparaison avec les molaires de *Peramus tenuirostris* montre de grandes similitudes dans l'organisation générale et la région métastylaire ; les proportions des para- et métacone se rapprochent le plus de la M2 de ce taxon. Mais GS 627 est plus grande (la longueur de la plus grande molaire de *Peramus tenuirostris* = 0,90 mm ?

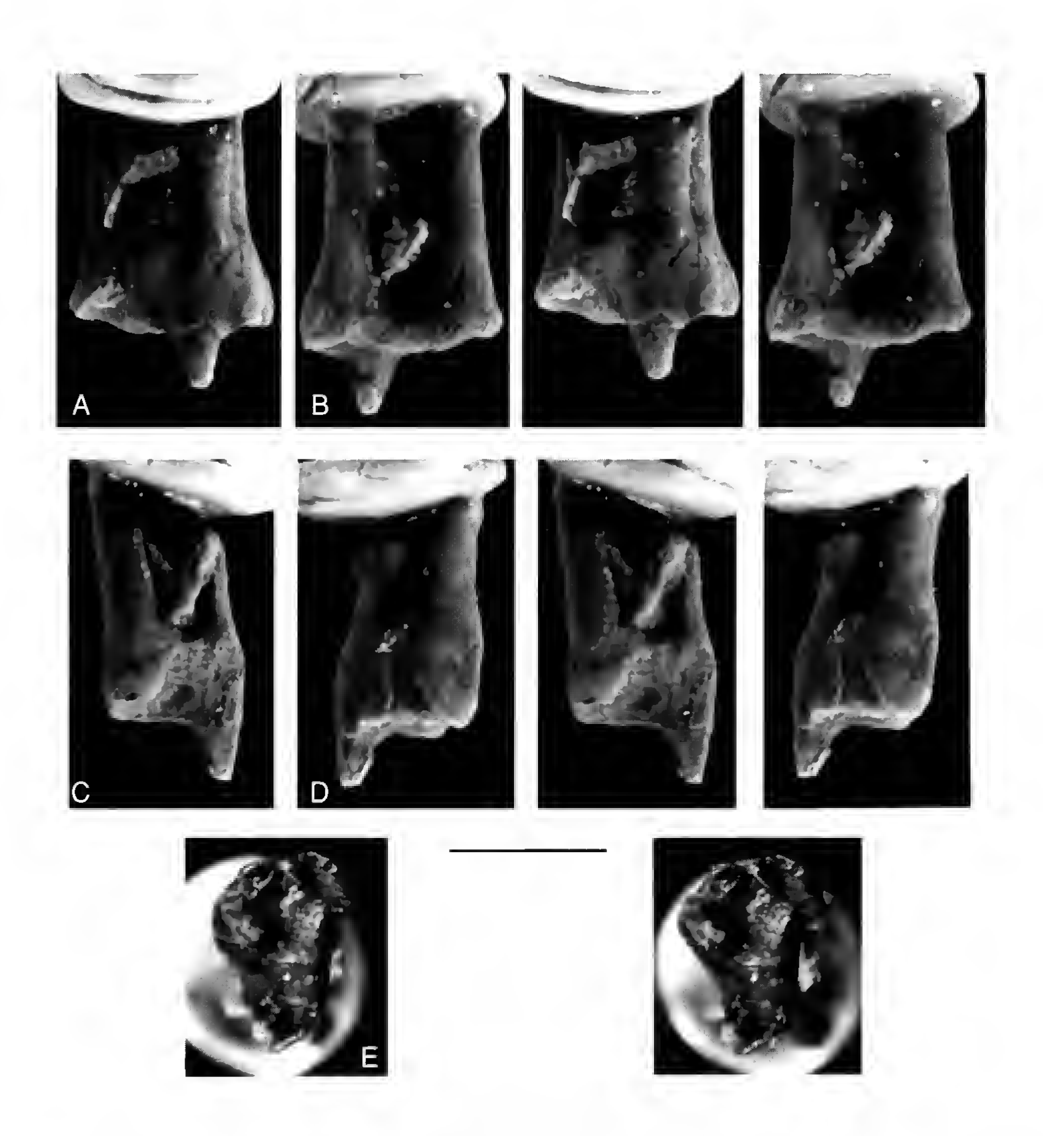


FIG. 23. — *Magnimus ensomi* n.g., n.sp., molaire supérieure droite holotype DORCM GS 627. **A**, vue linguale ; **B**, vue labiale ; **C**, vue antérieure ; **D**, vue postérieure ; **E**, vue occlusale. Stéréophotos. Échelle : 1 mm.

contre 1,27 mm ici), plus large, pratiquement dépourvue d'ectoflexus (même si celui-ci a peut-être été exagéré par la compression sur la maxillaire de *P. tenuirostris*) ; elle présente un paracone plus petit et un métacone plus fort, un stylocone (peut-être) plus développé, entièrement labial et surtout un sillon creusant la base de ce stylocone ; enfin la région parastylaire est plus haute et plus étendue antérieurement (mais celle de *P. tenuirostris* est écrasée), il n'y a pas de bourrelet lingual mais un bourrelet labial. Il semble donc bien que l'on puisse distinguer ce taxon de *Peramus tenuirostris*, dont il n'aurait pas la spécialisation (réduction du stylocone) mais que le creusement du stylocone et l'absence de bourrelet lingual placent différemment dans le phylum prétribosphénique. Et la molaire inférieure DORCM GS 332, dont le talonide formait un véritable bassin, pourrait se rattacher à ce nouveau taxon.

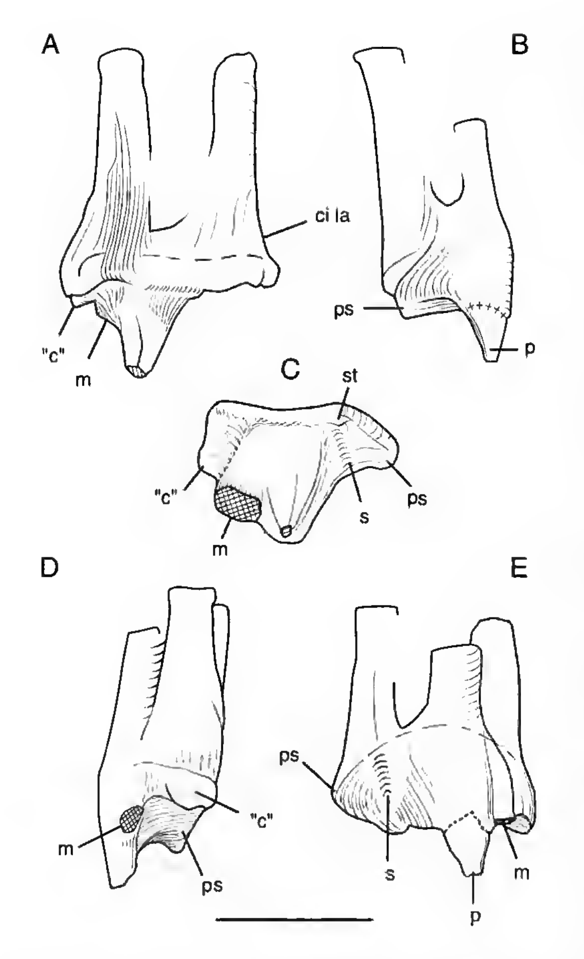


FIG. 24. — *Magnimus ensomi* n.g., n.sp., molaire supérieure droite holotype DORCM GS 627. **A**, vue labiale ; **B**, vue antérieure ; **C**, vue occlusale ; **D**, vue postérieure ; **E**, vue linguale. Échelle : 1 mm.

Légion CLADOTHERIA McKenna, 1975
Sublégion ZATHERIA McKenna, 1975
Infraclasse indet.
Famille indet.
Genre *Magnimus* n.g.

ESPÈCE-TYPE. — *Magnimus ensomi* n.sp.

ÉTYMOLOGIE. — Du latin *magnus* (grand) et *mus* (souris).

DIAGNOSE DIFFÉRENTIELLE. — Se différencie de *Peramus* par l'absence, aux molaires supérieures, de cingulum lingual, par le plus grand développement de la région parastylaire, par le faible développement du paracone, la présence d'un sillon creusant le stylocone, lui-même entièrement labial, et l'absence d'ectoflexus. Diffère d'*Abelodon* par l'absence d'ectoflexus, la position plus linguale du métacone et l'étalement antérieur du lobe parastylaire.

Magnimus ensomi n.sp.
(Figs 10-12, 23, 24)

HOLOTYPE. — DORCM GS 627, molaire supérieure droite : lg = 1,27 mm ; la = 0,85 mm).

MATÉRIEL ATTRIBUÉ. — DORCM GS 332, molaire inférieure droite : lg = 1,35 mm. ? DORCM GS 621, molaire inférieure gauche : lg = 1,08 mm + ; la = 0,62 mm.

LOCALITÉ ET ÂGE. — Cherty Freshwater Member, Purbeck Limestone Group, Sunnydown Farm, Langton Matravers, Dorset, Angleterre. Crétacé basal (? Berriasien).

ÉTYMOLOGIE. — En l'honneur de P. Ensom, découvreur de ces dents et dont le dévouement à la cause des mammifères de la Formation Purbeck ne saurait être trop souligné.

DIAGNOSE. — Celle du genre par monotypie.

COMMENTAIRE

Se pose le problème de la signification phylogénétique du sillon qui creuse le stylocone : ce sillon constitue une facette d'usure que Crompton (1971) ne distingue pas de sa facette 1, bien qu'il présente une orientation différente de celle qui use la face antérieure du paracone. Il doit correspondre à une attaque très oblique du protoconide et paraît bien caractériser la lignée tribosphénique. Il semble absent chez *P. tenuirostris*, un argument supplémentaire pour considérer ce taxon comme une forme latérale à la lignée tribosphénique *s. st.*

Les trois molaires supérieures décrites ci-dessous et provenant des sédiments marocains nous confrontent aux mêmes problèmes.

SA 37 est une très petite dent jugale droite (lg = 0,96 mm ; la = 0,55 mm) malheureusement incomplète dans son angle antéro-labial ; SA 59 est une grosse dent droite (lg = 1,60 mm ; la = 0,96 mm) tout à fait complète ; SA 84 (lg = 1,38 mm ; la = 1,0 mm) est une molaire gauche dont les racines sont brisées.

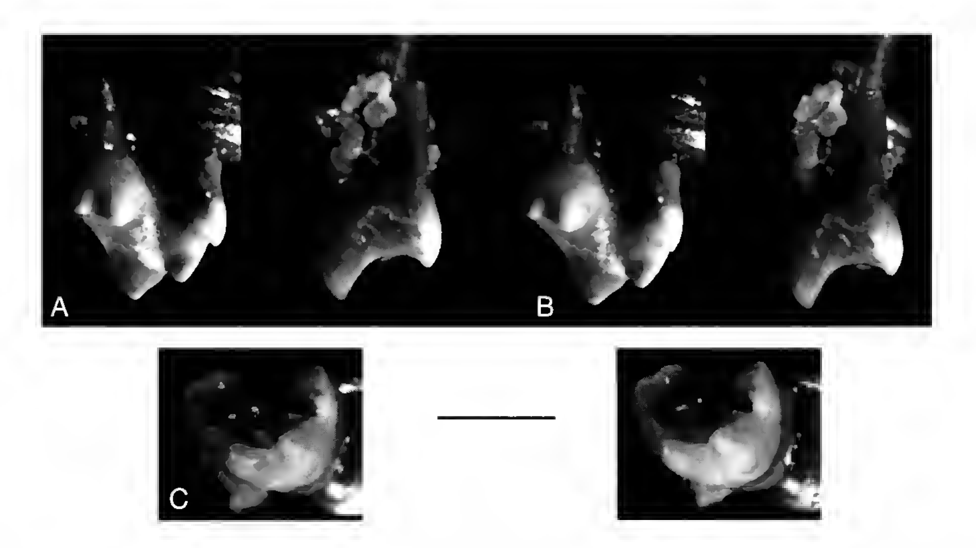


Fig. 25. — *Afriquiamus nessovi* n.g., n.sp., molaire supérieure holotype SA 84. **A**, vue labiale ; **B**, vue antérieure ; **C**, vue occlusale. Stéréophotos. Échelle : 1 mm.

SA 84 (Figs 25, 26) : un profond ectoflexus sépare nettement une moitié antérieure et une moitié postérieure ; la dent est donc étroite transversalement au niveau de l'ectoflexus, et relativement étalée antéro-postérieurement. Le paracone bas ne saille pas lingualement ; en effet le métacone, deux fois moins long que le paracone, est situé sur le même plan lingual que le paracone, tout en formant un angle avec lui du côté labial ; le tubercule « c » est grand, bien détaché du métacone et dirigé verticalement. Le métastyle est à peine distinct. Ce que l'on pourrait de prime abord interpréter comme le stylocone est un gros tubercule labial, mais la paracrista, d'ailleurs fort atténuée labialement et orientée plus transversalement que verticalement, ne l'atteint pas directement, rejoignant au contraire un plus petit tubercule un peu plus antérieur ; en outre, l'usure passe non pas antérieurement au gros tubercule, mais antérieurement au plus petit tubercule qu'il faut donc bien interpréter comme stylocone ; une crête très atténuée part de la paracrista vers c, le tubercule plus médian, d'abord interprété comme tubercule D, mais ce tubercule est habituellement situé dans la partie postérieure de la dent (Sigogneau-Russell 1991a) ; il s'agirait plutôt d'un stylocone dédoublé (comme en témoigne le dédoublement de la paracrista) fait unique chez les Theria connus. La région parastylaire comportait elle aussi, semble-t-il, deux éléments.

La racine postérieure est brisée ; elle était large, comprimée antéro-postérieurement et disposée tout à fait transversalement. La racine antérieure est plus étroite, un peu moins comprimée et disposée un peu plus obliquement ; un sillon déprime sa face interne.

Le sommet des tubercules est à peine usé et les crêtes sont fraiches. Il existe une vague facette d'usure à la base linguale des para- et métacone et une étroite facette sur la face antérieure du paracone ; celles des faces postérieure du paracone et antérieure du métacone sont très réduites. Le sillon d'usure du stylocone (s) est nettement distinct de l'usure bilobée de la région parastylaire. Cette partie antérieure de SA 84 évoque un peu *Peramus*, mais la taille, l'absence de lobe parastylaire, la faible hauteur du paracone, la moindre compression antéro-postérieure distinguent aisément les deux formes. Quant à *Abelodon*, les différences avec SA 84 sont également très marquées dans la région stylocone-parastyle. La dent marocaine appartient sans conteste à un nouveau taxon ; si la position respective des para- et métacone rapproche celui-ci des « péramurides », la constitution de la région parastylaire semble l'éloigner de la lignée prétribosphénique.

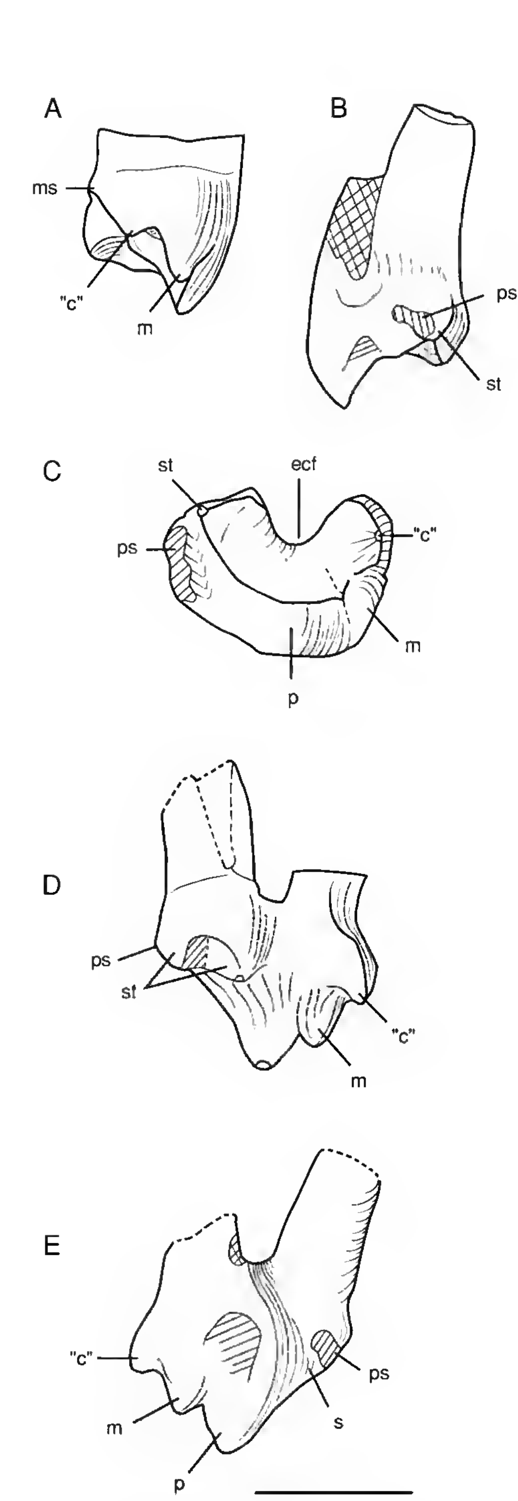


FIG. 26. — *Afriquiamus nessovi* n.g., n.sp., molaire supérieure holotype SA 84. **A**, vue postérieure ; **B**, vue antérieure ; **C**, vue occlusale ; **D**, vue labiale ; **E**, vue linguale. Échelle : 1 mm.

Légion CLADOTHERIA McKenna, 1975
Sublégion indet.
Infraclasse indet.
Famille indet.
Genre *Afriquiamus* n.g.

ESPÈCE-TYPE — *Afriquiamus nessovi* n.sp.

ÉTYMOLOGIE. — *Afriquia*, nom arabe pour Afrique ; *mus*, souris.

DIAGNOSE. — Thérien dont les molaires supérieures sont caractérisées par un paracone peu élevé, une paracrista atténuée, un stylocone dédoublé et labial, une région parastylaire ne formant pas un lobe antérieur. Diffère de *Peramus* et *Magnimus* par les proportions relatives du paracone, par l'absence d'une troisième racine ; diffère en outre de *Peramus* par l'absence de bourrelet lingual, le plus grand développement du stylocone (?). Diffère de *Magnimus* par la présence d'un ectoflexus et un moindre développement de la région parastylaire. Diffère d'*Abelodon* par la position plus linguale du métacone et peut-être le moindre développement de la région parastylaire.

Afriquiamus nessovi n.sp.
(Figs 25, 26)

HOLOTYPE. — SA 84, molaire supérieure gauche.

LOCALITÉ ET ÂGE. — Synclinal d'Anoual, Haut Atlas oriental, Maroc ; ?Berriasien.

ÉTYMOLOGIE. — En hommage au Professeur L. Nessov, avec lequel les quelques semaines de travail en commun en 1992-1993 restent un des hauts moments de ma carrière paléontologique.

DIAGNOSE. — Celle du genre par monotypie.

Gen. indet.
(Figs 27, 28)

SA 59 : relativement étroite transversalement, cette dent est encore plus allongée antéro-postérieurement mais présente un ectoflexus prononcé, quoique plus faible que sur SA 59. Comme sur SA 84, le paracone n'est pas très élevé et ne saille pas lingualement (d'où le relatif aplatissement de la dent), mais il constitue le tubercule dominant ; le métacone, de même proportions relatives que sur SA 84, est situé sur le même plan lingual que le paracone et accolé à lui ; la

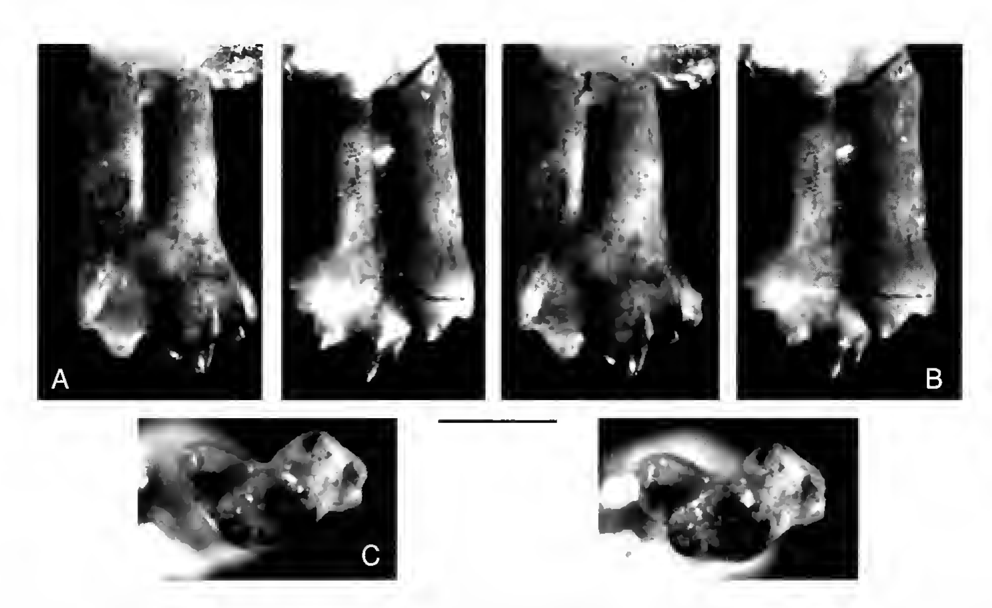


FIG. 27 — Gen. et sp. indet., molaire supérieure SA 59. **A**, vue linguale ; **B**, vue labiale ; **C**, vue occlusale. Stéréophotos. Échelle : 1 mm.

dent étant moins comprimée, ces deux tubercules ne forment pas un angle labialement. Le tubercule « c » est ici aussi relativement important, complètement détaché du métacone, mais il est en outre légèrement incliné postérieurement et le métastyle, très rudimentaire comme sur SA 84, est lui aussi extroversé. Le stylocone est ici volumineux, relié au paracone par une crête émoussée et orientée plus verticalement que transversalement ; le parastyle est double et situé sur le même plan que le paracone. Il n'y a pas de bourrelet ni de tubercules labiaux autres que le stylocone, pas non plus trace de cingulum lingual.

La dent est soutenue par deux hautes racines. La racine antérieure est arrondie lingualement, plate labialement et postérieurement, donc assez différente de la racine homologue de SA 84. La racine postérieure est plus étroite antéro-postérieurement, plane labialement et postérieurement, étroite et convexe lingualement, donc assez semblable à la racine homologue de SA 84, mais aucun sillon n'y est détectable.

L'émail a subi quelque altération. Les sommets des tubercules sont bien émoussés mais non arasés. Les facettes d'usure les plus nettes, outre le profond sillon redressé creusant le stylocone, sont situées sur la face postérieure étroite du paracone et du métacone ; on observe aussi une étroite bande verticale sur la face antérieure du métacone, et une plus large à la base linguale des para- et métacone.

C'est encore la position linguale du métacone, combinée au profond ectoflexus et à une paracrista faible et verticale qui conduisit à intégrer SA 59 dans le cadre de cette analyse. La grosse différence avec la dent précédente concerne donc, outre la moindre compression qui pourrait s'expliquer si SA 59 était une prémolaire du taxon représenté par SA 84, la constitution du stylocone, tubercule dont on imagine mal qu'il puisse se réduire en passant de la dernière prémolaire aux molaires. De même, l'extroversion de la partie postérieure ne s'observe pas sur la P5 de *Peramus*. Enfin, le sillon d'usure sur le stylocone et la constitution du parastyle, plus typiques d'une dent prétribosphénique, semblent bien séparer les deux dents d'Anoual. Outre la taille, les différences par rapport aux molaires de *Peramus* sont nombreuses : moindre largeur transversale, stylocone bien individualisé et entièrement labial, absence de bourrelet lingual, paracone bas. Ce manque de compression antéro-postérieure et la faible hauteur du paracone

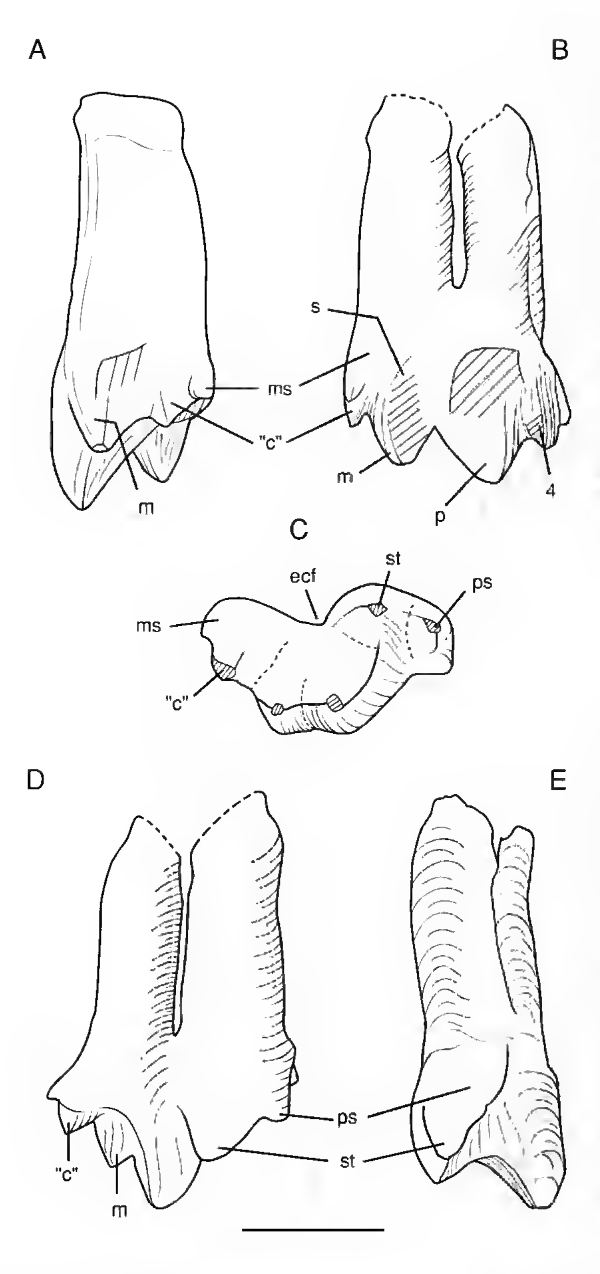


FIG. 28. — Gen. et sp. indet., molaire supérieure SA 59. **A**, vue postérieure ; **B**, vue linguale ; **C**, vue occlusale ; **D**, vue labiale ; **E**, vue antérieure. Échelle : 1 mm.

pourraient confirmer l'interprétation de cette dent comme une prémolaire qui serait alors très molariforme. Mais la dernière prémolaire de *Peramus*, dépourvue d'ectoflexus, possède un très long paracone et un très court métacone ; le paracone y est aussi haut que sur les molaires et il n'y a pas de lobe parastylaire. Enfin, par la taille et le développement du stylocone, SA 59 évoque *Abelodon*, mais elle en diffère par l'absence de compression, par la position plus linguale du métacone et par le faible développement métastylaire. Ces deux dernières différences s'opposent à l'interprétation de SA 59 comme une dernière prémolaire de ce genre, car chez *Peramus*, seul cas ou l'on puisse comparer la dernière prémolaire et les molaires, le métacone est aussi lingual sur les molaires malgré la compression plus accentuée, et il n'y a pas d'angle rentrant lingualement entre paracone et métacone sur la dernière prémolaire. Cependant, la possibilité que SA 59 soit une prémolaire nous conduit à différer son attribution générique à un nouveau taxon.

Peramus sp.
(Figs 29, 30)

SA 37 : c'est une dent beaucoup plus petite, sur laquelle on retrouve l'étroitesse transversale des deux autres dents, mais le creusement labial médian y était beaucoup plus atténué, même si l'on tient compte de l'absence de la région parastylaire, brisée. Le paracone est relativement un peu plus élevé mais ne saille pas davantage lingualement que dans les cas précédents ; le métacone est relativement très petit, toujours sur le même plan lingual que le paracone ; lingualement, il existe un très petit cuspule basal (cu) entre le paracone et le métacone, et un cuspule encore plus petit à la base antérieure du paracone. Le cuspule « c » bilobé est bien détaché du métacone, mais très peu saillant et peu incliné vers l'arrière ; le métastyle est relativement un peu plus arrondi labialement que dans les cas précédents et prolongé labialement par un autre cuspule. En avant de l'ectoflexus, donc à l'aplomb de la partie antérieure du paracone, était un tubercule bien développé mais brisé à sa base ; il se reliait au paracone par une crête très légère et orientée verticalement ; il devait donc s'agir du stylocone. L'avant de la dent est incomplet ; on devine une région parastylaire bifide.
La racine postérieure est seule conservée ; elle est orientée comme la racine homologue des deux

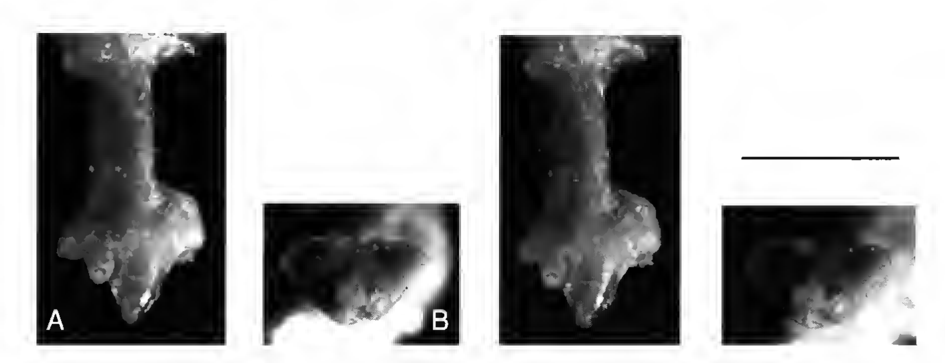


FIG. 29. — *Peramus* sp., ? prémolaire supérieure SA 37. **A**, vue linguale ; **B**, vue occlusale. Stéréophotos. Échelle : 1 mm.

autres dents, mais on y voit nettement un sillon interne sur toute sa longueur.

La seule facette d'usure nette se situe sur la face postérieure du paracone ; il en existe une moins certaine sur la face postérieure du métacone et le tubercule « c » a été nettement abrasé linguale-ment et postérieurement. Il n'est pas possible de savoir si le stylocone était creusé lingualement ou non.

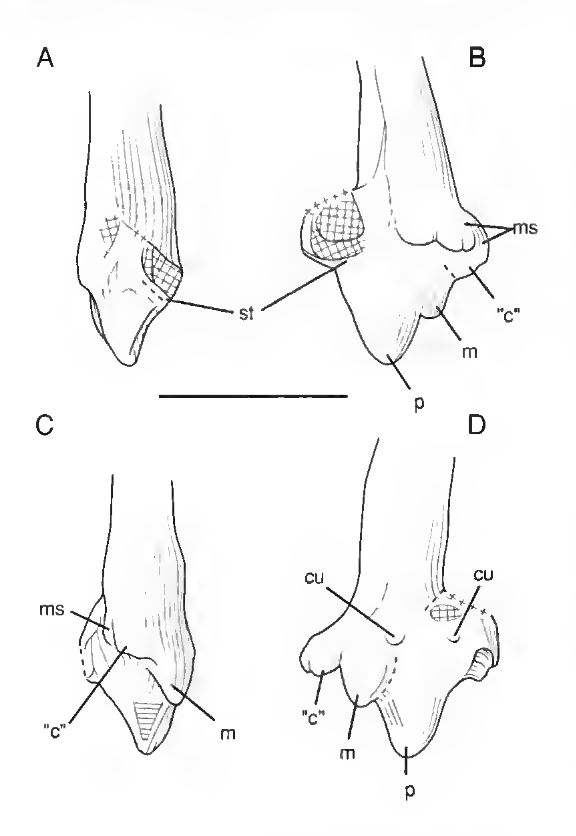


FIG. 30. — *Peramus* sp., ? prémolaire supérieure SA 37. **A**, vue antérieure ; **B**, vue labiale ; **C**, vue postérieure ; **D**, vue linguale. Échelle : 1 mm.

Les particularités de cette dent par rapport aux deux précédentes concernent, outre la taille nettement plus petite, l'orientation différente de la paracrista, les proportions para-métacone, la présence de cuspules linguaux et labio-postérieur, la faiblesse de l'ectoflexus. Au contraire, par la taille, les proportions respectives des para- et métacone, la faiblesse de la preparacrista, l'absence de sillon sur la base du stylocone, elle évoque *Peramus tenuirostris* ; moins comprimée que les molaires de ce taxon, mais plus que la dernière prémolaire, avec peut-être un stylocone plus fort et un petit cuspule postero-labial ; l'état incomplet de la dent empêche toutefois une dénomination systématique plus précise que *Peramus* sp. À noter que sa taille paraît trop grande (un tiers plus longue) pour représenter une molaire supérieure de *Minimus* n.g. du même gisement.

REMARQUE

Il n'a pas été possible d'exprimer les relations phylogénétiques estimées des taxons définis sur des molaires supérieures dans un tableau comparable à celui proposé pour les molaires inférieures. Une des principales incertitudes concerne *Peramus* : ses molaires sont-elles vraiment dépourvues de sillon lingual sur le stylocone ? Ce tubercule n'était-il pas entièremment labial ? Le parastyle était-il bref ? Enfin, le bourrelet lingual est-il précurseur du protocone ou le reste du bourrelet primitif des tinodontides, ou les deux ? Par ailleurs, même si le stylocone avait,

TABLEAU 3. — Répartition des caractères des molaires supérieures dans les taxons et spécimens considérés.

	Transverse widening	Stylocone size	Stylocone position	Stylocone hollowing	Metacone position	Lingual cingulum	Parastylar lobe	«C»	Ectoflexus	Number roots
Peramus	1	small	"lingual"	?	lingual	1	short & narrow	present detached	2 ?	2-3
Palaeo-xonodon	2	large	labial	yes, posterior	slightly labial	0	short & wide	present ? not detached	?	3 ?
Abelodon	2	large	labial	yes, lingual	half labial	0	short & wide	present detached	2	3 ?
Vincelestes	1	small ?	labial	no	lingual	2	0	present ? detached ?	0	3
GS 627	2	small	labial	yes, lingual	lingual	0	lond & wide	present small	≈ 0	3
SA 59	1	large	labial	yes, lingual	lingual	0	short & wide	present detached	2	2
SA 84	1	small	labial	no	lingual	0	short & wide	present detached	2	2
SA 37	0	–	–	–	lingual	1	–	very small detached	1	2

chez *Peramus*, un faible développement, il semble difficile de relier ses molaires avec l'autre dent à stylocone réduit, *Afriquiamus* n.g. : celle-ci ne montre pas de bourrelet lingual et ne présente que deux racines. Les deux taxons dont le métacone n'est pas complètement lingual, *Palaeoxonodon* et *Abelodon* ne semblent pas non plus avoir de relation phylogénétique directe. De toute façon, il faut imaginer, pour le passage à la molaire tribosphénique supérieure la plus primitive connue (*Potamotelses* ou *Tribotherium* : le protocone, primitif dans les deux cas, semble cependant de type différent), un (deux ?) hypothétique taxon-frère, datant au plus tard du Jurassique supérieur et dont les molaires montreraient, en plus du stylocone situé labialement et creusé sur sa face linguale, un protocone lingual rudimentaire. Quoi qu'il en soit, et pas plus que pour les molaires inférieures, on ne peut reconnaître sur ces molaires supérieures, une spécialisation unique qui les unirait dans un taxon péramuride. Une fois encore, l'absence de fossiles nous contraint à une gymnastique intellectuelle par trop acrobatique.

CONCLUSION

Les nouvelles dents décrites ci-dessus confirment que plusieurs tentatives en direction tribosphénique se sont succédé au cours du Jurassique et du Crétacé inférieur, et même que plusieurs représentants ont persisté après la réalisation de ce type de molaires (*Arguitherium* étant le plus jeune et contemporain de *Kielantherium*). Mais, dans l'état actuel des connaissances, il n'est pas possible de les grouper en un taxon défini par des spécialisations propres. Il s'avère en outre que la position linguale du métacone, probablement héritée des tinodontides, ne constitue pas une indication certaine d'appartenance à la lignée prétribosphénique, mais elle en constitue le préalable, en permettant l'attaque au niveau de l'hypoconide de la molaire inférieure. Seule la division de la facette 1 en un élément paraconal postérieur et un élément creusant verticalement et lingualement le stylocone, signerait la véritable lignée prétribosphénique, pour les molaires supérieures. Quant aux modalités de constitution du protocone, elles restent totalement inconnues, mais il semble bien que ce soit l'individualisation d'un hypoconide et d'une métacristide sur la molaire inférieure (elle-même liée au développement du métacone) qui ait créé une situation favorable à l'élaboration de ce tubercule lingual à la molaire supérieure. À noter que le développement du lobe parastylaire s'est réalisé indépendamment dans les diverses lignées de thériens.

ADDENDUM. — Après soumission de cet article, j'ai eu connaissance de la nouvelle *Classification of mammals* de McKenna & Bell (1997). Ces auteurs maintiennent l'infralégion Peramura et la famille Peramuridae, ordre, cohorte, supercohorte restant indéterminés, pour les quatre genres *Palaeoxonodon*, *Peramus*, *Pocamus* et *Abelodon*, mais ils isolent les Arguiitheriidae, Arguimuridae et Vincelestidae dans une infralégion indéterminée, les quatre familles restant dans les Zatheria McKenna, 1975.

Remerciements
Ma gratitude va au Dorset Royal County Museum, Dorset et à Mr. Ensom, Yorkshire Museum, York pour le prêt des échantillons. Le Dr Cifelli a largement contribué à l'amélioration du manuscrit. Je remercie chaleureusement M. Lavina (URA 12 CNRS) pour sa patience infinie à transformer mes esquisses en dessins lisibles ; M. Serrette et Mme Pilard (URA 12 CNRS) ont également contribué à l'illustration. Enfin, j'exprime à nouveau ma gratitude à M. A. Phélizon, qui poursuit son assistance pour le tri du sédiment marocain et a découvert (le jour même de la remise définitive de ce manuscrit à l'éditeur) la magnifique dent SA 122 ; ce qui a nécessité l'intervention de dernière minute de MM. Russell et Richir pour en effectuer rapidement moule et moulage et celle de Mme Weber-Chancogne pour les photographies ; je suis très reconnaissante de leur diligente collaboration.

RÉFÉRENCES

Bonaparte J. F. 1986. — Sobre *Mesungulatum houssayi* y mamíferos cretácicos de Patagonia, Argentina. *IV Congresso argentino Paleontologia y biostratografia* 2: 48-61.

Bonaparte J. F. & Rougier G. 1987. — Mamíferos del Cretácico inferior de Patagonia. *IV Congresso latinoamericano de Paleontologia, Bolivia* 1: 343-359.

Brunet M., Coppens Y., Dejax J., Flynn L., Heintz E., Hell J., Jacobs L., Jehenne Y., Mouchelin G., Pilbeam D. & Sudre J. 1990. — Nouveaux mammifères du Crétacé inférieur du Cameroun, Afrique de l'Ouest. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences* 310 : 1139-1146.

Butler P. M. 1939. — The teeth of the Jurassic Mammals. *Proceedings of the Zoological Society of London*, ser. B, 109: 329-356.

— 1972. — Some functional aspects of molar evolution. *Evolution* 26: 474-487.

— 1990. — Early trends in the evolution of tribosphenic molars. *Biological Review* 65: 529-552.

Canudo J. I. & Cuenca-Bescos G. 1996. — Two new mammalian teeth (Multituberculata and Peramura) from the Lower Cretaceous (Barremian) of Spain. *Cretaceous Research* 17: 215-228.

Clemens W. A. & Mills J. R. E. 1971. — Review of *Peramus tenuirostris* Owen (Eupantotheria, Mammalia). *Bulletin of the British Museum (Natural History)* 20 (3): 89-113.

Crompton A. W. 1971. — The origin of the tribosphenic molar: 65-87, *in* Kermack D. M. & Kermack K. A. (eds), *Early Mammals*. Academic Press, London.

Dashzeveg D. 1979. — *Arguimus khosbajari* gen.n. et sp.n. (Peramuridae, Eupantotheria) from the Lower Cretaceous of Mongolia. *Acta Palaeontologica Polonica* 24: 199-204.

— 1994. — Two previously unknown eupantotheres (Mammalia, Eupantotheria). *American Museum Novitates* 3107: 1-11.

Dashzeveg D. & Kielan-Jaworowska Z. 1984. — The lower jaw of an aegialodontid mammal from the Early Cretaceous of Mongolia. *Zoological Journal of the Linnean Society*, London 82: 217-227.

Dietrich W. O. 1927. — *Brancatherulum* n.gen., ein Proplacentalier aus dem obersten Jura des Tendaguru in Deutsch-Afrika. *Centralblatt für Mineralogie, Geologie und Paläontologie* B 10: 423-426.

Fox R. 1972. — A primitive therian mammal from the Upper Cretaceous of Alberta. *Canadian Journal of Earth Sciences* 9 (11): 1479-1494.

— 1975. — Molar structure and function in the Early Cretaceous Mammal *Pappotherium*: evolutionary implications for Mesozoic Theria. *Canadian Journal of Earth Sciences* 12 (3): 412-442.

— 1980. — *Picopsis pattersoni*, n. gen. and sp., an unusual therian from the Upper Cretaceous of Alberta, and the classification of primitive tribosphenic mammals. *Canadian Journal of Earth Sciences* 17 (11): 1489-1498.

Freeman E. F. 1976. — Mammal teeth from the Forest Marble (Middle Jurassic) of Oxfordshire, England. *Science* 194: 1053-1055.

— 1979. — A middle Jurassic mammal bed from Oxfordshire. *Palaeontology* 22 (1): 135-166.

Heinrich W. D. 1991. — Über *Brancatherulum tendagurense* Dietrich, 1927 (Mammalia : Eupantotheria) aus dem Oberjura von Tendaguru, Tanzania. *Mitteilungen Zoologischen Museum Berlin* 67 (1): 97-104.

Hopson J. A. 1997. — Is cusp C of the upper molars of *Kuehneotherium* homologous with the metacone

of *Peramus* and tribosphenic mammals? *Journal of Vertebrate Paleontology*, Abstracts, 53A.

Hopson J. A. & Rougier G. W. 1993. — Braincase structure in the oldest known skull of a therian mammal : implications for mammalian systematics and cranial evolution. *American Journal of Science* 293-A: 268-299.

Kermack D. M., Kermack K. A. & Mussett F. 1968. — The Welsh pantothere *Kuehneotherium praecursoris*. *Journal of the Linnean Society (Zoology)* 47 (312): 407-423.

Kraus M. J. 1979. — Eupantotheria : 162-171, *in* Lillegraven J. A., Kielan-Jaworowska Z. & Clemens W. A. (eds), *Mesozoic Mammals ; the First Two-Thirds of Mammalian History*. University of California Press, Berkeley.

Krebs B. 1991. — Das Skelett von *Henkelotherium guimarotae* gen. et sp. nov. (Eupantotheria, Mammalia) aus dem Jura von Portugal. *Berliner Geowissenschaftliche Abhandlungen* A 133: 1-110.

Kretzoi M. 1946. — On Docodonta, a new order of Jurassic Mammalia. *Annales Historico-Naturales Musei Nationalis Hungarici* 39: 108-111.

Krusat G. 1969. — Ein Pantotheria-Molar mit dreispitzigem Talonid aus dem Kimmeridge von Portugal. *Paläontologische Zeitschrift* 43 (1/2): 52-56.

Kuehne W. G. 1968. — Kimeridge mammals and their bearing on the phylogeny of the Mammalia: 109-123, *in* Drake E. J. (ed.), *Evolution and Environment*. Yale University Press, New Haven.

McKenna M. C. 1975. — Toward a phylogenetic classification of the Mammalia: 21-46, *in* Luckett W. P. & Szalay F. S. (eds), *Phylogeny of the Primates*. Plenum, New York.

McKenna M. C. & Bell S. K. 1997. — *Classification of Mammals Above the Species Level*. Columbia University Press, New York, 631 p.

Mills J. R. E. 1964. — The dentitions of *Peramus* and *Amphitherium*. *Proceedings of the Linnean Society of London* 175 (2): 117-133.

— 1984. — The molar dentition of a Welsh pantothere. *Zoological Journal of the Linnean Society*, London 82: 189-205.

Novacek M. J. 1986. — The primitive eutherian dental formula. *Journal of Vertebrate Paleontology* 6 (2): 191-196.

Osborn H. F. 1888. — The evolution of mammalian molars to and from the tritubercular type. *American Naturalist* 22: 1067-1079.

Owen R. 1871. — Monograph of the fossil Mammalia of the Mesozoic Formations. *Palaeontographical Society* XXIV.

Prothero D. 1981. — New Jurassic mammals from Como Bluff, Wyoming, and the interrelationships of non-tribosphenic Theria. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 167 (5): 281-325.

Sigogneau-Russell D. 1991a. — Nouveaux mammifères thériens du Crétacé inférieur du Maroc. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences* 313, série II : 279-285.

— 1991b. — First evidence of Multituberculata (Mammalia) in the Mesozoic of Africa. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte* 1991 2: 119-125.

— 1995. — Two possibly aquatic triconodont mammals from the Early Cretaceous of Morocco. *Acta Palaeontologica Polonica* 40 (2): 149-162.

Sigogneau-Russell D. & Ensom P. 1994. — Découverte, dans le groupe de Purbeck, du plus ancien témoignage de l'existence de mammifères tribosphéniques. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, série II, 319 : 833-838.

— 1998. — *Thereuodon* (Theria, Symmetrodonta), from the Early Cretaceous of North Africa and Europe, and a brief review of symmetrodonts. *Cretaceous Research* 19: 445-470.

Sigogneau-Russell D., Monbaron M. & Kaenel de E. 1990. — Nouvelles données sur le gisement à mammifères mésozoïques du Haut Atlas marocain. *Geobios* 23 (4) : 461-483.

Simpson G. G. 1928. — *A Catalogue of the Mesozoic Mammalia in the Geological Department of the British Museum (Natural History)*: 1-215. British Museum (Natural History), London.

Wible J. R. 1991. — Origin of Mammalia: the cranio-dental evidence reexamined. *Journal of Vertebrate Paleontology* 11 (1): 1-28.

Wible J. R. & Hopson J. A. 1993. — Basicranial evidence for early mammal phylogeny : 45-62, *in* Szalay F. S., Novacek M. J. & McKenna M. C. (eds), *Mammal Phylogeny*, 1. Springer-Verlag, New York.

Soumis pour publication le 23 octobre 1997 ;
accepté le 30 avril 1998.

Instructions aux auteurs

La ligne éditoriale
Elle prendra en compte divers aspects de la recherche en Sciences de la Terre, en particulier l'histoire et le comportement des bassins sédimentaires, la paléobiodiversité et les paléoenvironnements. Un numéro de *Geodiversitas* par an pourra être consacré, exceptionnellement, au débat contradictoire sur un sujet d'actualité, ou sur un thème donné et sous la responsabilité d'éditeur(s) invité(s).

Les manuscrits, dont le nombre de pages n'est pas limité *a priori*, devront suivre rigoureusement les recommandations aux auteurs (voir ci-dessous) et seront adressés à la revue :

Service des Publications Scientifiques du Muséum,
Geodiversitas,
57 rue Cuvier,
F-75231 Paris cedex 05
Tel : (33) 01 40 79 34 38
Fax : (33) 01 40 79 38 58
e. mail : bulletin@mnhn.fr

Les chapitres de systématique devront se conformer aux règles du *Code International de Nomenclature Zoologique* et du *Code International de Nomenclature Botanique*.
Tout manuscrit non conforme à ces instructions sera retourné pour mise au point. Chaque manuscrit est évalué par deux rapporteurs, ou plus.

Informations générales
Soumettre un article pour publication dans *Geodiversitas* suppose que celui-ci ou tout article proche dans la même langue ou une autre langue, n'ait pas été soumis dans une autre revue, même dans l'attente de son acceptation. Les droits de reproduction de l'article, y compris des illustrations, sont réservés à la revue. La reproduction de tout ou partie de l'article doit faire l'objet d'une demande écrite préalable adressée à la rédaction.
Chaque manuscrit soumis (y compris les illustrations) doit être présenté en trois exemplaires (un original et deux copies) au format A4, avec un double interligne et des marges d'au moins 3 cm ; chaque page sera numérotée. Les illustrations originales seront jointes au manuscrit définitif, ainsi qu'une disquette 3.5" de format Apple Macintosh ou compatible IBM (traitement de texte Word de préférence), qui devra contenir également les tableaux (Word, Excel, Deneba Canvas, Adobe Illustrator) et éventuellement les illustrations (Adobe Illustrator, Photoshop ; Deneba Canvas, format .TIFF ou .EPS, police Helvetica).

Le format
Les manuscrits, écrits en français ou en anglais, doivent être structurés comme suit :
– titre si possible bref ; un titre courant doit être proposé ;
– traduction exacte du titre en anglais ;
– nom(s) et prénom(s) de(s) auteur(s) suivis de leur(s) adresse(s) professionnelle(s), en indiquant si possible le numéro de télécopie et l'adresse électronique ;
– résumés écrits en français et en anglais (800 signes au maximum chacun), suivis des mots clés et « key words » ;
– dans le texte courant, utiliser les italiques pour tous les noms en latin : taxons de rangs générique et spécifique (ex : *Cellaria* Ellis & Solander, 1786) *et al.* ;
– dans le texte courant, les références aux auteurs seront en minuscules, ex. Dupont (2001), Dupont (2001, 2002), (Dupont 2001 ; Durand 2002), (Dupont & Durand 2003, 2005) Dupont (2001 : 1), Dupont (2001, fig. 2).
– dans le texte courant, les références aux illustrations et aux tableaux de l'article seront présentées ainsi : (Fig. 1), (Fig. 2A, D), (Fig. 2A-C), (Figs 3, 6), (Figs 3-5), (Tableau 1) ;
– les remerciements seront placés à la fin du texte, avant les références bibliographiques ; ils mentionneront les rapporteurs ;
– les références bibliographiques doivent suivre les exemples donnés ci-dessous ;
– indiquer dans la marge l'emplacement des illustrations dans le texte définitif ;
– donner les légendes des figures sur une feuille séparée.

Les illustrations
Une attention particulière sera portée à la qualité et la pertinence de l'illustration.
Les illustrations au trait doivent être réalisées à l'encre de Chine ou être fournies en impression laser. Les photographies, bien contrastées, seront sur fond noir ou blanc. Elles pourront être regrou-

pées, et dans ce cas, identifiées par une lettre en capitales (A, B, C...). Les planches photographiques, placées dans le corps de l'article et non regroupées à la fin de celui-ci, doivent être traitées et numérotées comme des figures. Les illustrations pourront être assemblées sur une largeur de colonne (70 × 190 mm) ou sur toute la largeur de la justification (144 × 190 mm). La rédaction encourage la présentation de photographies avec tout ou partie de leur interprétation par un ou des dessins au trait. Aucune légende, ni lettrage ne sera placé sur les originaux. Ils figureront sur un calque joint avec chaque figure, la rédaction se chargeant de les placer. Chaque figure doit comporter une échelle métrique, sans aucun coefficient multiplicateur. Les tableaux et graphiques, à inclure dans le manuscrit, doivent nécessairement pouvoir être imprimés sur une page et rester lisibles après réduction éventuelle. Des planches en couleur pourront être publiées moyennant une participation financière de ou des auteurs.

Références bibliographiques

Denison R. H. 1978. — Placodermi, *in* Schultze H. P. (ed.), *Handbook of Paleoichthyology*, Volume 2. Gustav Fischer, Stuttgart, 128 p.

Marshall C. R. 1987. — Lungfish: phylogeny and parsimony, *in* Bemis W. E., Burggren W. W. & Kemp N. E. (eds), The Biology and Evolution of Lungfishes, *Journal of Morphology* 1: 151-162.

Schultze H. P. & Arsenault M. 1985. — The panderichthyid fish *Elpistostege*: a close relative to tetrapods? *Paleontology* 28: 293-309.

Schultze H. P. 1977a. — The origin of the tetrapod limb within the rhipidistian fishes: 541-544, *in* Hecht M. K., Goody P. C. & Hecht B. C. (eds), *Major Patterns in Vertebrate Evolution*. Plenum Press, New York and London.

Épreuves et tirés à part

Les épreuves seront adressées à l'auteur ou au premier auteur (sauf indication contraire) et devront être retournées corrigées sous huitaine. Les corrections, autres que celles imputables à la rédaction ou à l'imprimeur, seront à la charge des auteurs. Le(s) auteur(s) recevront gracieusement vingt-cinq tirés à part, les tirés à part supplémentaires seront à commander sur un formulaire joint aux épreuves.

Scope of the Journal

Geodiversitas publishes papers which concern varied aspects of Earth Sciences and particularly history of sedimentary basins, palaeobiodiversity and palaeoenvironment. A complete issue of *Geodiversitas* may be devoted to several papers on a single topic under the responsability of guest editor(s). Papers with a systematic content should follow the *International Code of Zoological Nomenclature* and the *International Code of Botanical Nomenclature*. Manuscripts, without limitation of the number of pages, must conform strictly with the instructions to authors, and will be sent to the Editor:

Service des Publications Scientifiques du Muséum,
Geodiversitas,
57 rue Cuvier,
F-75231 Paris cedex 05
Tel : (33) 01 40 79 34 38
Fax : (33) 01 40 79 38 58
e. mail : bulletin@mnhn.fr

General information

The submission of a manuscript to *Geodiversitas* implies that the paper, or a similar one, is not being offered for publication elsewhere. Copyright of published paper, including the illustrations, becomes the property of the journal. Requests to reproduce material from *Geodiversitas* should be addressed to the editor.

Manuscripts, with illustrations, must be submitted in triplicate (one original and two copies) in A4 format, double spaced, with margins of at least 3 cm and all pages numbered. The original figures should be sent with the revised manuscript, as well as a 3.5" diskette Apple Macintosh or IBM-compatible (Word) format, which will also contain tables (Word, Excel, Deneba Canvas, Adobe Illustrator) and possibly figures (Adobe Illustrator, Photoshop; Deneba Canvas, .TIFF or .EPS format, Helvetica font).

Format

Papers are to be written in simple and concise French or English. They should be organized as follows:

– a brief title in English;
– a title in French (exact translation);
– a suggested running head;
– name(s) of author(s), followed by their full professional address(es) and, if possible, Fax number and e.mail;
– abstracts (in English and French) not exceeding 800 signs each, with key words and "mots clés";

– text with italicized words for Latin: taxa of generic and specific ranks (e.g. *Cellaria* Ellis *&* Solander, 1786) *et al.*;
– references to authors in main text should be presented, in lower case, as follows: Smith (2001), Smith (2001, 2002), (Smith 2001), (Smith 2001; Cary 2002), (Smith & Cary 2003, 2005), Smith (2001: 1), Smith (2001, fig. 2);
– references to illustrations and tables should be indicated as follows: (Fig. 1), (Fig. 2A, D), (Fig. 2A-C), (Figs 3, 6), (Figs 3-5), (Table 1);
– keep acknowledgements short and place them at the end of the text before references; please do not forget the revisers;
– give captions to illustrations on a separate sheet and indicate their place in the margin.

Illustrations

The editorial board will pay special attention to the quality and relevance of illustration.

Line drawings must be in Indian ink or high quality laser printouts; high contrast photographs, placed on white or black backgrounds, are required. These can be grouped into figures and identified by letters A, B, C ... Plates are not placed at the end of the article: they will be considered as figures and numbered as such. Arrange figures to fit one or two columns (70 × 190 mm or 144 × 190 mm). Associate interpretation of photograph with line drawing. No diagram or table is to exceed one page. Letters, numbers, etc., for each figure, are to be indicated on an accompanying overlay, not on the original figure (line cut or half-tone). A scale bar is needed for each figure (without magnification factor).

References

Denison R. H. 1978. — Placodermi, *in* Schultze H. P. (ed.), *Handbook of Paleoichthyology*, Volume 2. Gustav Fischer, Stuttgart, 128 p.

Marshall C. R. 1987. — Lungfish: phylogeny and parsimony, *in* Bemis W. E., Burggren W. W. & Kemp N. E. (eds), The Biology and Evolution of Lungfishes, *Journal of Morphology* 1: 151-162.

Schultze H. P. & Arsenault M. 1985. — The panderichthyid fish *Elpistostege*: a close relative to tetrapods? *Paleontology* 28: 293-309.

Schultze H. P. 1977a. — The origin of the tetrapod limb within the rhipidistian fishes: 541-544, *in* Hecht M. K., Goody P. C. & Hecht B. C. (eds), *Major Patterns in Vertebrate Evolution*. Plenum Press, New York and London.

Proofs and reprints

Proofs will be sent to the first author for correction and must be returned within eight days by express mail. Authors will receive twenty-five offprints free of charge; further offprints can be ordered on a form supplied with the proofs.

Mise en page
Noémie de la Selle
Packaging Éditorial

Achevé d'imprimer
sur les presses de l'Imprimerie Durand
28600 Luisant (France)
Dépôt légal n° 10306

Printed on acid-free paper
Imprimé sur papier non acide

Date de distribution du fascicule 4, 1998 : 30 décembre 1998

Couverture : Alternances marnes-calcaires du Lias du Bassin Lombard (Alpes Méridionales)
Coupe des gorges de la Breggia (Suisse)
Photographie J. F. Deconinck (Université de Lille I)

geodiversitas 1999 • 21 (1)

Indexed in
GeoRef (Online Database for Bibliography and Index of Geology), Biological Abstracts, ASFA (Aquatic Sciences and Fisheries Abstract), Pascal, Zoological Record

Conception Graphique : Isabel Gautray

Publication trimestrielle, mars 1999. ISSN : 1280-9659

Vente en France
Muséum national d'Histoire naturelle
Diffusion Delphine Henry
57, rue Cuvier, 75005 Paris,
France
Tél. : 33 - 01 40 79 37 00
Fax : 33 - 01 40 79 38 40
e-mail : dhenry@mnhn.fr

Sales Office (France excluded)
Universal Book Services
Dr. W. Backhuys
P.O. Box 321 2300 AH Leiden
The Netherlands
Tel. : 31 - 71 - 517 02 08
Fax : 31 - 71 - 517 18 56
e-mail : backhuys@euronet.nl



